BETRACHTUNGEN ÜBER DIE STRUKTUR DES ADULTEN MENSCHLICHEN KNOCHENS SOWIE SPEZIELL DER MANDIBULA UND BEITRAG ZUR KLÄRUNG DER FRAGE NACH DEM FUNKTIONELLEN CHARAKTER DER STRUKTUR

Franz Holmer

1981

Aus der Klinik und Poliklinik für Kieferchirurgie
der Klinik für Zahn-, Mund- und Kieferkrankheiten
der Universität München

Direktor: Prof. Dr. Dr. D. Schlegel

BETRACHTUNTEN ÜBER DIE STRUKTUR DES ADULTEN MENSCHLICHEN KNOCHENS SOWIE SPEZIELL DER MANDIBULA UND BEITRAG ZUR KLÄRUNG DER FRAGE NACH DEM FUNKTIONELLEN CHARAKTER DER STRUKTUR

INAUGURAL-DISSERTATION
zur Erlangung der Doktorwürde in der Zahnheilkunde
an der Ludwig-Maximilians-Universität
zu München

vorgelegt von
FRANZ HOLMER
aus Plattling
1981

Mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät der Universität München

Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. D. Schlegel

Dekan: Prof. Dr. W. Spann

Tag der mündlichen Prüfung: 15. Januar 1981

UNIV. LEIDEN BIBL.

DISSERTATIONS - UND FOTODRUCK FRANK GmbH
8000 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2809090

In Dankbarkeit gewidmet

meiner Frau und meinen Eltern

INHALT

		Seite
1.	Die Struktur des adulten menschlichen Knochens	4
1.1	Einleitung	4
1.2	Strukturbegriff und Ordnungssystem	5
1.3	Untersuchungsmöglichkeiten des Knochengewebes in den einzelnen Ordnungsstufen	7
1.4	Bestandteile des Knochengewebes	8
1.4.1	Interzellularsubstanzen (Struktur 5. und z.T. 6. Ordnung)	10
1.4.1.1	Neue Terminologie	10
1.4.1.2	Fasern	12
1.4.1.3	Perifibrillärsubstanzen	19
1.4.1.4	Interfibrillärsubstanzen	21
1.4.2	Knochenzellen	23
1.5	Lamellen (Struktur 4. Ordnung)	25
1.6	Lamellensysteme (Struktur 3. Ordnung)	33
1.6.1	Osteone	34
1.6.2	Tangentiallamellen	40
1.6.3	Lamellenverbände der Spongiosa	41
1.7	Topographische Anordnung der Lamellensysteme (Struktur 2. Ordnung)	42
1.8	Kompakta-Spongiosa-Verteilung (Struktur 1. Ordnung)	45
1.9	Zusammenfassung	48
2.	Die Struktur des Unterkiefers	50
2.1	Einleitung	50
2.2	Kompakta-Spongiosa-Verteilung der Mandibula (Struktur 1. Ordnung)	51
2.3	Topographische Anordnung der Lamellensysteme der Mandibula (Struktur 2. Ordnung)	55

Seite

2.4 Lamellensysteme der Mandibula (Struktur 3. Ordnung) 60

2.4.1 Osteone 60
2.4.2 Tangentiallamellen 63
2.4.3 Lamellenverbände der Spongiosa 64

2.5 Lamellen der Mandibula (Struktur 4. Ordnung) 66
2.6 Strukturen 5. und 6. Ordnung 68
2.7 Zusammenfassung 69

3. Strukturbildung durch Knochenumbau 70

3.1 Einleitung 70
3.2 Bedeutung der Zellen 70

3.2.1 Osteoklasten 70
3.2.2 Osteoblasten 72
3.2.3 Osteozyten 73

3.3 Steuerung der Umbauvorgänge 74
3.4 Zusammenfassung 78

4. Die Knochenstruktur unter funktionellen Gesichtspunkten 79

4.1 Einleitung 79
4.2 Was bedeutet "funktionelle Struktur"? 80
4.3 Kompakta-Spongiosa-Verteilung (Struktur 1. Ordnung) unter funktionellen Aspekten 81

4.3.1 Lehrmeinungen und Ansichten über die Kompakta-Spongiosa-Verteilung 81
4.3.2 Nachweis des funktionellen Charakters der Struktur 1. Ordnung im Bereich der Mandibula 86

4.4 Topographische Anordnung der Lamellensysteme (Struktur 2. Ordnung) unter funktionellen Gesichtspunkten 90

Seite

4.4.1 Knochen allgemein 90

4.4.2 Mandibula 93

4.5 Niedere Ordnungsstufen (Struktur 3. - 6. Ordnung) und ihre Funktion für die Mechanik des Knochens 95

4.6 Zusammenfassung 102

5. Literaturverzeichnis 105

1. Die Struktur des adulten menschlichen Knochens

1.1 Einleitung

Die Aufklärung der Struktur und Ultrastruktur des Knochens kann auf eine mehr als hundertjährige Geschichte zurückblicken. Mit seinen Untersuchungen hat v. Ebner (1887) die wichtigsten Grundlagen und Ausgangspunkte aller wissenschaftlichen Arbeiten der Architektur des Knochens geliefert. Studien unter Verwendung neuer, verbesserter Untersuchungsmethoden bestätigten zum Teil ältere Befunde. Zum anderen konnten die Erscheinungsbilder im Licht-, Elektronen- oder Polarisationsmikroskop nicht immer aufeinander abgestimmt werden, so daß die Meinungen über den Feinbau des Knochengewebes nicht unerheblich voneinander abweichen. Das Elektronenmikroskop mit seinem wesentlich größeren Auflösungsvermögen gegenüber dem des Lichtmikroskops eröffnete neue Dimensionen bei der Erforschung der Ultrastruktur des Knochens. So wurden völlig neue Vorstellungen über Organisation und strukturellen Aufbau der Komponenten des Knochengewebes gewonnen. Knese hat sich um diese Frage in jüngerer Zeit besonders verdient gemacht. Dadurch haben sich unsere Kenntnisse über die Knochenstruktur in den letzten Jahren erheblich vermehrt. Dennoch gilt nach wie vor der Ausspruch von Petersen (1930): "Ein eingehendes Studium der Knochenstruktur des Menschen selbst, nicht so sehr der darüber geschriebenen Arbeiten, zeigte, welche Fülle ungelöster Fragen auch diese Organe immer noch bieten."

1.2 Strukturbegriff und Ordnungssystem

Das Knochengewebe besitzt eine sehr verwickelte Struktur. Unter der Struktur eines Stoffes sei das innere Gefüge eines Materials nach Art, Form und Ordnung verstanden (Knese, 1970).

Die histologischen und anatomischen Strukturen des Knochengewebes lassen eine sinnvolle Ordnung erkennen. Diese Ordnung wurde bereits von Rollet (1871) angedeutet. Im Vergleich mit einem Bauwerk gliederte Petersen (1930) das Gefüge eines Skelettstückes in mehrere übereinanderliegende Stufen oder Ordnungen. Diese Gliederung erfuhr durch Knese et al. (1954) eine Erweiterung. Die Beschreibung einer Struktur zweiter Ordnung (Knese et al., 1954) machte die Verschiebung der übrigen Ordnungsstufen von Petersen notwendig. Knese (1979) hat das Ordnungssystem in seinen einzelnen Stufen neu formuliert. Demnach lassen sich im Knochengewebe folgende hierarchisch gegliederte Ordnungsstufen unterscheiden:

1. Ordnung: Kompakta-Spongiosa-Verteilung
2. Ordnung: Topographische Anordnung der Lamellensysteme
3. Ordnung: Lamellensysteme: Osteone (Haverssche Systeme) und Tangentiallamellen
4. Ordnung: Lamellen
5. Ordnung: Fasern und Kristalle
6. Ordnung: Molekularstruktur der Fasern, der organischen und anorganischen Substanzen

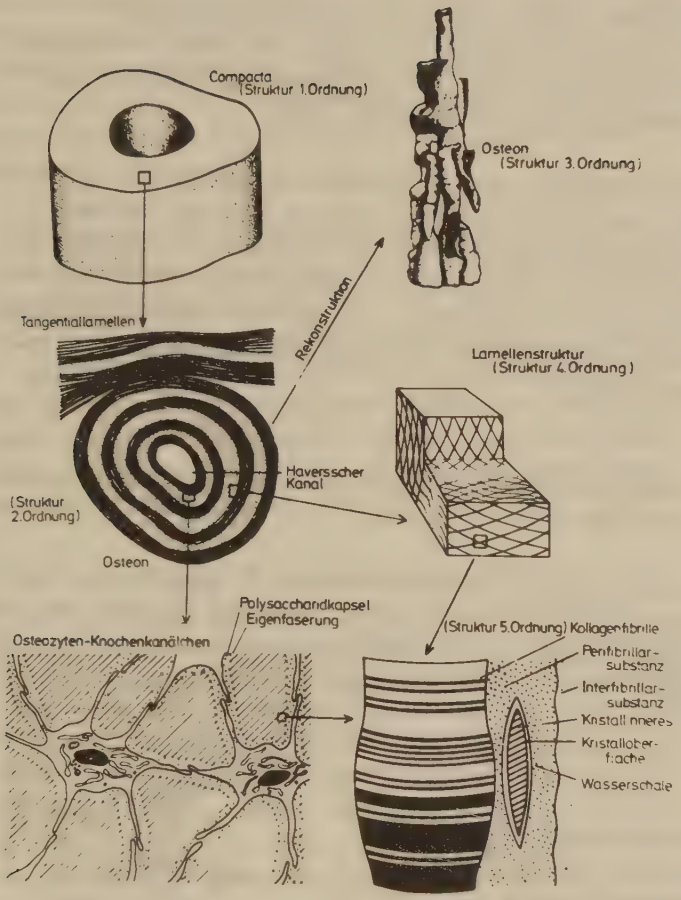


Abb. 1: Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen den Ordnungsstufen der Knochenstruktur (nach Knese, 1979)

Die Eigentümlichkeit der hierarchisch gegliederten Strukturordnung ist darin zu sehen, daß jede nächsthöhere Ordnung mehr leistet als die Summe der niederen Ordnung ermöglichen würde (Schmidt, 1957).

Die Ordnungsstufen des Knochengewebes wurden, mit Ausnahme derjenigen erster und sechster Ordnung, an Hand der Lagerung der Kollagenfibrillen erstellt. Knese et al. (1954) gelangten so zu der Auffassung, daß im Knochengewebe eine sehr verwickelte, z.T. von der Angioarchitektur abhängige, Faserstruktur vorliegt, der die Kristalle zugeordnet sind.

1.3 Untersuchungsmöglichkeiten des Knochengewebes in den einzelnen Ordnungsstufen

Zur Untersuchung der Knochenstruktur in ihren einzelnen Ordnungsstufen muß jeweils eine bestimmte "Auflösung" gegeben sein (Knese, 1970). Folgende Bereiche können dabei angegeben werden (erweiterte Angaben nach Knese, 1970):

	Ordnung
Chemische Methoden	6.
Röntgenbrechung 10^{-10}-10^{-7} m	6. und 5. (4.)
Elektronenmikroskop 10^{-8}-10^{-7} m	5. und 4. (3.)
Lichtmikroskop 10^{-6}-10^{-3} m	4., 3. und 2.
Untersuchungen im polarisierten Licht	6. bis 2.
Radiologische Verfahren	4., 3., 2. und 1.
Lupen- oder direkte Betrachtung	3., 2. und 1.

Eine Untersuchung der Strukturen sechster und z.T. fünfter Ordnung mit dem Lichtmikroskop (Hellfeld) ist nicht mehr oder nur sehr begrenzt möglich. Diesen Bereich umfaßt nach Frey-Wyssling (1953) die "submikroskopische Morphologie". Heute ist der Ausdruck "Ultrastruktur" der Gewebe gebräuchlicher.

Die Ultrastruktur des Knochengewebes kann teilweise aus Untersuchungen mit indirekten Methoden [Doppelbrechung und Röntgenbrechung] ermittelt werden (Knese, 1970). So kann man aus der Erscheinung der Doppelbrechung auf die Molekularstruktur der Faser schließen. Jede indirekte Methode bringt allerdings die Möglichkeit der Fehldeutung mit sich (Robinson und Watson, 1952). Eine Untersuchung des gleichen Materials mit verschiedenen Methoden ist deshalb anzustreben (Knese, 1954).

Die Aufklärung der Molekularstruktur wird hauptsächlich Aufgabe des Biochemikers sein. Eine Unterteilung der Struktur von biologischem Material in je einen Bereich der chemischen und morphologischen Struktur wäre denkbar. Beide Bereiche sind jedoch nur durch die jeweilige Methode festgelegt. Die morphologische Struktur, d.h. die unmittelbar zugängliche, ist nicht ohne die chemische möglich. Beiden Bereichen liegt das gleiche sterische Ordnungssystem zugrunde. Es wäre also unbiologisch gedacht, eine morphologische von einer chemischen Struktur abzugrenzen (Knese, 1979).

1.4 Bestandteile des Knochengewebes

Als Bestandteile des Knochengewebes sind unter Angabe ihrer "Gewebetopographie" (Eastoe 1956; Gersh und Catchpole, 1960) folgende Stoffe zu nennen:

Osteozyten		Zellproteine Kohlenhydrate Fette lösliche anorganische Salze Wasser
Interzellularsubstanzen	Fibrillen	Kollagen Kohlenhydrate
	Organische Inter- und Perifibrillärsubstanzen	Glykosaminoglycane Saure Mukopolysaccharide Chondroitin-4-sulfat Chondroitin-6-sulfat Keratansulfat Glykoproteide Proteine (widerstandsfähige) Lösliches Kollagen
	Abkömmlinge des Blutplasmas	Wasser Enzyme Immunkörper Stoffwechselprodukte Albumin Globulin Vitamine Hormone Ionen
	Anorganische Kristallite	Hydroxylapatit + Ca^{++}, MgH^{+}, $Citrat^{=}$, HCO_3^{-}, $HPO_4^{=}$, Na^{+}, K^{+}
Dazu: Blutgefäße		Kollagen Elastin
Restblut		Wasser Zellproteine Plasmaproteine Salze

Diese Auflistung zeigt, daß "im Knochengewebe eine Durchdringungsstruktur von Materialien verschiedener Eigenschaften vorliegt" (Knese, 1958). Die Beziehungen zwischen diesen Teilen sollen, soweit sie aufgeklärt sind, beschrieben werden.

1.4.1 Interzellularsubstanzen (Struktur 5. und z.T. 6. Ordnung)

Die Organisation des Knochengewebes sowie der anderen Stützgewebe zeichnet sich dadurch aus, daß den Zellen ein Interzellularraum gegenübersteht, der die Interzellularsubstanzen enthält. Mit Hilfe der Interzellularsubstanzen erfüllt das Knochengewebe spezifische Aufgaben, die den Zellen selbst nicht unmittelbar möglich sind (Knese, 1970).

Die Anordnung der Interzellularsubstanzen, speziell der Fasern, bestimmt die Struktur des Knochengewebes. Eine Betrachtung der Gewebeorganisation allein von den Interzellularsubstanzen muß jedoch unvollständig bleiben. Der Bezug zu den örtlich zugehörigen Zellpopulationen wird im Kapitel 1.4.2 hergestellt.

1.4.1.1 Neue Terminologie

Innerhalb des Interzellularraums entsteht zwischen dem Netzwerk der Fibrillen ein interfibrillärer Raum. Die nicht faserigen Komponenten zeigen dabei teilweise enge topographische Beziehungen zu den fibrillären Elementen. Es kann deshalb zwischen Interfibrillärsubstanzen und Perifibrillärsubstanzen unterschieden werden (Knese, 1970; Kobayashi, 1971).

"Durch die in jüngerer Zeit über Organisation und strukturellen Aufbau der Interzellularsubstanzen gewonnenen Erkenntnisse haben die Begriffe 'Grundsubstanz' und 'Matrix' endgültig ihren Sinn verloren" (Knese, 1979).

Der Terminus Grundsubstanz wurde früher für die Gesamtheioder einen Teil der Interzellularsubstanzen gebraucht (Meckauer, 1836; Henle, 1841; - beide Angaben nach Wassermann, 1956; - Tomes und de Morgan, 1853). Dorfmann (1953) beschränkte den Ausdruck auf das "amorphe Kontinuum zwischen den Zellen, Fasern und Gefäßen".

Durch das Elektronenmikroskop mit einem Auflösungsvermögen für biologisches Material von mindestens 20 bis 40 Å gegenüber 5000 Å des Lichtmikroskops konnte ein beachtlicher Teil der "submikroskopischen Morphologie" (Frey-Wyssling, 1953) "sichtbar" gemacht werden (Knese, 1970). Es erwies sich, daß eine Reihe von Stoffen der sog. Grundsubstanz eine wohl differenzierte Molekularstruktur und enge Beziehungen zu morphologisch darstellbaren Strukturen, z.B. den Fasern, besaß. Die alte Theorie diese Gewebekomponenten seien nur "Materie ohne Struktur", d.h. amorph, trifft damit nicht zu (Wassermann, 1956). Nach Duran-Reynals (1953) haben sich die "Kenntnisse von den Interzellularsubstanzen aus dem Zustand einer Art Abstraktion in den einer Realität verwandelt". Der gleiche Autor spricht in diesem Zusammenhang von einer "connective-tissue-renaissance".

Eine weitere Verwendung des Terminus "Grundsubstanz" bzw. "Matrix" ist nach den über Struktur und Organisation der Interzellularsubstanzen gewonnenen Erkenntnissen nicht gerechtfertigt (Follis, 1952; Wassermann, 1956; Knese, 1970, 1979).

In den folgenden Ausführungen soll der Gebrauch des Ausdrucks "Grundsubstanz" ebenfalls vermieden werden.

1.4.1.2 Fasern

Die Fasern bilden die Gerüstsubstanz der Organe (Harkness, 1961). Sie sind in reifem Zustand schwer- oder unlöslich und besitzen eine lange biologische Halbwertszeit (Harkness, 1961).

Die Struktur des Knochengewebes in seinen verschiedenen Ordnungsstufen wird durch die Lagerungsform der Kollagenfasern bestimmt (Knese, 1970).

Da Kollagenfasern und Kollagene differenzierter aufgebaut sind als man ursprünglich angenommen hatte, gestaltet sich eine Definition ziemlich schwierig (Knese, 1979). Zunächst ist zwischen den physiko-chemisch zu definierenden Kollagenen und den Kollagenfasern zu unterscheiden (Lillie, 1952). Infolge Bindung von Zuckern muß das Kollagen als ein Glykoprotein betrachtet werden, das gemeinsam mit weiteren Mukopolysacchariden die höhere Struktureinheit der Kollagenfaser aufbaut (Knese, 1979). Die Kollagenfaser bzw. -fibrille ist demzufolge nicht identisch mit dem Protein Kollagen.

Die unterschiedliche Löslichkeit von Kollagenfibrillen führte zur Unterscheidung von mehreren Kollagenen (Neuberger, 1955; Fitton-Jackson, 1957; u.a.):

1. Tropokollagen: Extrahierbar durch Neutralsalzlösungen.
2. Prokollagen: Extrahierbar durch verdünnte Säuren.
3. Faserkollagen: Unlöslich in schwach alkalischem als auch saurem Milieu.

Piez (1967) unterscheidet nur lösliche und Faserkollagene.

Da Knochenkollagen nur geringfügig löslich ist, muß die übliche Unterscheidung der Kollagene nach ihrer Löslichkeit wie bei den Weichgeweben entfallen (Glimcher et al., 1965; Knese, 1970).

Die Molekularstruktur des Kollagens wurde mit Hilfe chemischer Methoden (Hannig und Nordwig, 1967; Gallop, Blumenfeld und Seifter, 1967; Eastoe, 1956; u.a.) und Röntgenbrechungsdiagrammen untersucht (Bear, 1952; Rich und Crick, 1955, 1961; Ramachandran, 1967; Smith, 1968; Miller und Wray, 1971; Miller und Parry, 1973; Hulmes et al., 1973; Nemetschek und Hosemann, 1974; u.a.).

Die Aminosäurezusammensetzung der Kollagene ist, unabhängig von der Quelle, recht gleichartig (Eastoe, 1956). Die Knochenkollagene machen dabei keine Ausnahme (Knese, 1970). Kennzeichnend für die Kollagene ist ihr hoher Gehalt an Glycin, Prolin und Hydroxyprolin. Die als Primärstruktur bezeichnete Aminosäuresequenz liegt beim Kollagen in der Form der α-Kette vor, die aus ca. tausend Aminosäureresten aufgebaut ist (Eastoe, 1956). Die Analyse der Aminosäuresequenz ergab weiter, daß mehrere Typen von α-Ketten existieren.

Jede der monomeren Polypeptidketten ist in einer linksgedrehten Helix gewunden (Bear, 1952; Rich und Crick, 1955). Diese schraubenförmige Konfiguration stellt die Sekundärstruktur dar.

Durch Zusammenlagerung von jeweils drei α-Ketten entsteht die Tertiärstruktur des Tropokollagenmoleküls (Harper, Löffler, Petrides und Weiss, 1975). Die so geschaffene, rechtsdrehende Tripelhelix weist eine Länge von etwa 2900 Å auf (Rich und Crick, 1961). Da verschiedene Typen von α-Ketten vorliegen, ergeben sich mehrere Möglichkeiten der Bildung des Tropokollagenmoleküls. Das Kollagen des Knochens soll ebenso wie das der Sehne und des Dentins aus zwei α_1 (II)-Ketten und einer α_2-Kette bestehen.

In der nächsthöheren Ordnungsstufe, der Quartärstruktur, kommt man zur Fibrille (Knese, 1979). Im Rahmen dieser sich folgenden Prozesse werden intra- und intermolekulare Vernetzungen aufgebaut (Nimni, 1975) und es kommt zur Ankoppelung von Kohlenhydratresten (Harper, Löffler, Petrides und Weiss, 1975). Nach Smith (1968), Miller und Wray (1971) und Miller und Parry (1973) lagern sich jeweils fünf Tripelhelices zu einer Subfibrille zusammen, wobei sie sich um eine Länge von 1 D (D = 670 Å) gegeneinander versetzen und entsprechend entständig um 0,4 D überlappen. Dieser periodische Aufbau der Subfibrille erscheint elektronenmikroskopisch als eine Folge von dunklen und hellen Teilen, der sog. Makroperiode (Knese, 1970). In Abhängigkeit von der Vorbehandlung ist eine weitere Unterteilung der Periode möglich (Nemetschek, 1958). Nach Hulmes et al. (1973) umwinden sich die fünf Tripelhelices beim Zusammenschluß zu einer Subfibrille.

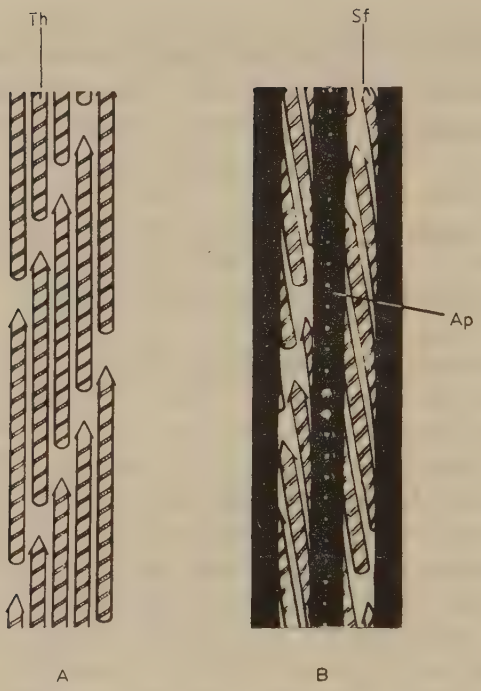


Abb. 2: A: Zweidimensionale Darstellung der 0,4 D-Überlappung von 5 Tripelhelices (Th)

B: Darstellung der Zusammenlagerung der 5 Tripelhelices zu Subfibrillen (Sf) nach Hulmes et al. (1973); die fünf Tripelhelices umwinden sich. (Die Dimension in Längsrichtung der Subfibrille ist um das 10-fache zu klein gegenüber dem Querschnitt). (Ap = Apatitkristalle)

Die Subfibrillen liegen in tetragonaler Anordnung (Parry und Miller, 1973). Nemetschek und Hosemann (1974) postulieren, daß sich acht Tripelhelices zu einer leicht ovalen Subfibrille zusammenfügen ohne sich dabei zu umwinden.

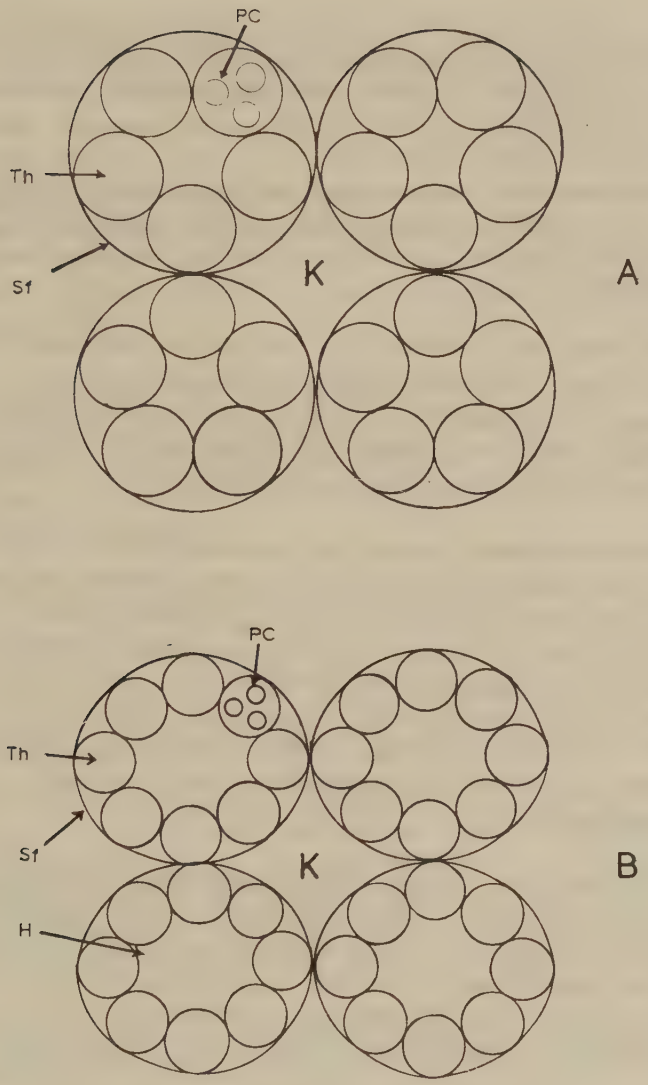


Abb. 3: Modelle des Kollagenaufbaus im Querschnitt

A: Tetragonales Modell nach Miller und Parry (1973)
Fünf Tripelhelices umwinden sich und bilden so eine Subfibrille (Sf). Es entsteht kein Hohlraum innerhalb der Subfibrille.
Th = Tripelhelix; PC = Proteinkette; K = Kanäle zwischen den Subfibrillen

B: Orthorhombisches Modell nach Nemetschek und Hosemann (1973), Hosemann et al. (1974). Für die Tripelhelices in der Subfibrille wird keine helicale Umwindung angenommen. So werden Hohlräume (H) in den Subfibrillen gebildet.

Dadurch entsteht, zusätzlich zu den Kanälen zwischen den Subfibrillen, ein Hohlraum innerhalb der Subfibrille selbst. Die Anordnungsweise der Subfibrillen ist orthorhombisch, aber fast tetragonal, so daß sie unwesentlich von der von Miller und Parry (1973) abweicht.

Wie anfangs erwähnt, ist die Kollagenfaser nicht identisch mit dem Protein Kollagen. Die Kollagenfibrille besteht aus einem Protein-"Kern". In den verschiedenen Strukturstufen, von der Primär- bis zur Quartärstruktur, erfolgt die Bindung von Polysacchariden an das Protein (Knese, 1979). Dadurch soll das Kollagen stabilisiert werden (Jackson und Bentley, 1968). Robert et al. (1970) sprechen in diesem Zusammenhang auch von "Struktur"-polysacchariden.

Eine Kollagenfaser enthält zudem stets nicht gebundene Tropokollagenmoleküle und Prokollagenmoleküle. Diese befinden sich vor allem in den Außenschichten der Fibrillen (Fitton-Jackson und Smith, 1955). Schließlich sind sog. Nicht-Kollagen-Proteine vorhanden. Auf ein Gramm Kollagen kommt dabei ein Milligramm solcher Nicht-Kollagen-Proteine.

Die vermehrte Aufnahme von monomerem Tropokollagen in die

Kollagenfibrille wird für eine Änderung der Dicke und Periode der Fibrille verantwortlich gemacht (Wassermann, 1956). Dieser Vorgang wird als Reifung (Wassermann, 1956) bzw. Zuwachs (Knese und Titschak, 1962) bezeichnet. Die Dicke der Fibrillen nimmt so mit der Alterung zu und ist zudem organspezifisch (Harkness, 1961). Robinson und Watson (1955) geben die Dicke von Knochenfibrillen für das Kind mit 180 - 530 Å, für Individuen im mittleren Lebensalter mit 800 Å und für das Greisenalter mit 1000 - 1500 Å an.

Die Kollagenfasern des Knochengewebes wurden zuerst von v. Ebner (1875) polarisationsoptisch als positiv einachsig doppelbrechende Elemente nachgewiesen. Lichtmikroskopisch besteht kein Zweifel, daß Knochenfibrillen echte Kollagenfibrillen sind.

Nach Studien mit Hilfe der Röntgenbrechung (Bear, 1952; Gustavson, 1956; u.a.) und des Elektronenmikroskops (Huber und Rouiller, 1951; Robinson und Watson, 1952; Ascenzi, 1955; Knese und Knoop, 1958; u.a.) konnte das durch das Vorhandensein der Periode von 640 Å bestätigt werden.

Wyckhoff (1952) fand neben Fibrillen mit einer Periode von 640 Å solche mit 210 Å. Dieser Befund wurde von verschiedenen Autoren bestätigt (Porter, 1952; Randall, 1953, 1954; Wassermann, 1954; Fitton-Jackson, 1955). Die Fibrillen mit der Periode 210 Å entstehen durch eine Versetzung von Tropokollagenmolekülen um 1/12 ihrer Länge (Knese, 1970).

Die Fibrillen des Knochengewebes zeigen einen gestreckten und keinen gewellten Verlauf, wie das in den anderen Stützgeweben nahezu ausnahmslos der Fall ist (Knese, 1970). Knese (1954, 1970, 1979) spricht dabei von einem "Vorspann"

der Kollagenfasern, der zunächst auf die Quellung wasserspeichernder Mukopolysaccharide zurückzuführen ist und dann durch den "Mineralmantel" aufrechterhalten wird (Knese, 1979).

1.4.1.3 Perifibrillärsubstanzen

Ein Teil der Stoffe des Interzellularraums hat enge Beziehungen zu den Fibrillen und ist demnach als Perifibrillärsubstanz zu bezeichnen (Knese, 1970).

Von vielen Autoren wurde nach licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen angegeben, daß die Kollagenfasern von einem besonderen Mantel oder einer Scheide umgeben sind (Blix, 1951; Rouiller, 1956; Knese und Knoop, 1958; Myers et al., 1969, 1973; Myers, 1976). Diesen Mantel organischer und anorganischer Substanzen stellt man der restlichen Interfibrillärsubstanz als Perifibrillärsubstanz gegenüber (Knese, 1963).

Die organische Komponente der Perifibrillärsubstanzen besteht aus vermutlich fester gebundenen neutralen Heteropolysacchariden und locker gebundenen Mukopolysacchariden (Knese, 1970). Derzeit herrscht noch Unklarheit, ob und welche Beziehungen diese Substanzen zu den sog. Strukturpolysacchariden haben, die als Bestandteil der Fibrille anzusehen sind (Knese, 1979).

Die anorganischen Anteile der Perifibrillärsubstanzen, wobei es sich vorwiegend um Kalziumphosphat handelt, liegen in der Form des Hydroxylapatits vor, der durch ein bestimmtes Kristallgitter gekennzeichnet ist (Ascenzi, 1955; Glimcher, 1960, 1968). Einige Kalziumverbindungen,

wie etwa der Karbonatapatit und das Trikalziumphosphat, sind dem Hydroxylapatit in ihren physiko-chemischen Eigenschaften ähnlich (Armstrong, 1952).

Die Größenordnung der Kristalle liegt im Bereich der submikroskopischen Dimension (Knese, 1970). Robinson (1951) beschrieb die Kristalle als Tafeln von 50 : 25 : 10 nm Kantenlänge. Die Form der Kristalle wurde in späteren Untersuchungen durchwegs als nadelförmig angegeben (Robinson und Cameron, 1956; Glymcher, 1959; Robinson 1960; Ascenzi et al., 1965). Die Größe der Nadeln wurde mit 25 - 40 x 200 - 400 - 1000 Å gemessen (Knese, 1979).

Hinsichtlich der Beziehung zwischen Kollagenfasern und den anorganischen Einlagerungen stellte bereits v. Ebner (1887) fest, daß die Kristallite negativ einachsig doppelbrechend sind und mit ihrer optischen Achse in Längsrichtung der Fasern liegen. Röntgenographisch konnten die Befunde v. Ebners bezüglich der Anordnung der Kristalle zu den Fasern bestätigt werden (Engström und Finean, 1958).

Aufgrund elektronenmikroskopischer Studien kam Ascenzi (1949, 1955) zu der Auffassung, daß die anorganischen Substanzen eine netz- oder wabenartige Struktur bilden, die eine Fibrille als vollständige Hülle umgibt. Robinson (1951) beobachtete eine gleichartige Hülle sowie eine Beziehung zwischen der Ordnung der Kristalle und der Periodität der Fibrille.

Verschiedentlich wurde postuliert, daß die anorganischen Kristalle nicht nur an der Peripherie der Fibrille, sondern auch innerhalb der Fibrille liegen (Robinson und Watson, 1955; Sheldon und Robinson, 1957). Knese und Knoop (1958) und Knese (1970) zeigten sich wenig überzeugt

von der intrafibrillären Lage der Kristalle. Schließlich gelang der Nachweis, daß die Kristalle auch im Innern der Fibrille vorkommen (Miller und Parry, 1973; Nemetschek und Hosemann, 1973; Hosemann et al., 1974). Nach Höhling, Stefens, Ashton und Nicholson (1974) fusionieren in den Kanälen zwischen Subfibrillen entstandene Mineralkeime in der Längsrichtung zu Nadeln. Diese treten durch Aufbrechen der Bindungen zwischen den Subfibrillen zu blättchenförmigen Kristallen zusammen, die so auch innerhalb der Fibrille zu liegen kommen.

Demzufolge ist es nach meiner Meinung nicht ausreichend bei der Perifibrillärsubstanz, speziell deren anorganischer Komponente, allein von einem "Mantel" (Knese, 1970, 1979) von Substanzen um die Fibrille zu sprechen. Vielmehr muß auch dem Auftreten von Apatitkristallen in der Fibrille Rechnung getragen werden.

1.4.1.4 Interfibrillärsubstanzen

Die Interfibrillärsubstanzen standen bisher nur bedingt im Interesse morphologischer Studien (Knese, 1979), da sie lange Zeit als "Materie ohne Struktur" betrachtet worden waren. Meyer (1945) meinte, das Wissen über diese Substanzen sei nicht Allgemeingut. Und das trifft auch heute noch zu (Knese, 1979).

Struktur und Organisation des interfibrillären Raums werden überwiegend durch die "Bindegewebspolysaccharide" (Buddecke, 1966) bestimmt. Ihrer Konstitution nach sind saure Mukopolysaccharide und neutrale Heteropolysaccharide (Glykoproteide) zu unterscheiden.

Die Mukopolysaccharide vermögen erhebliche Mengen an Kationen (Na^+; K^+; Ca^{++} und andere) zu binden (Dorfmann und Mathews, 1956). Zudem stellen die Mukopolysaccharide die Träger des extrazellulären und extravasalen Wassers dar (Knese, 1970). Nur ein kleiner Teil des Wassers findet sich an Fibrillen und Kristalle gebunden (Knese, 1979). Das Wasser bestimmt seinerseits das Volumen des Mukopolysaccharidmoleküls. Es handelt sich dabei nicht um ein kompaktes, sondern um ein "hoch diffuses offenes Molekül, das sich über ein größeres Volumen des Lösungsmittels erstreckt, eine sog. Domäne" (Schubert, 1964). Andererseits werden Form und Abmessung der Domäne durch die Gestalt des Maschenwerks der Kollagenfibrillen mit unterschiedlich großen und verschieden gestalteten Lücken festgelegt (Knese, 1979). Die Polysaccharide füllen die Maschen des Fibrillennetzes aus (Fessler, 1957), wobei sich Schlingen von Polysaccharidketten um die Fibrillen ergeben können (Schubert und Hamerman, 1968).

Wegen der Organisation bzw. der sterischen Konfiguration der Fasern und Polysaccharide spricht Knese (1974) von einem "Multikomponentensystem".

Bisher gewonnene Erkenntnisse über die Struktur der Interfibrillärsubstanzen sind trotz großer Fortschritte in den letzten Jahren immer noch relativ gering. Meyer (1964) führt diese Tatsache auf die extrem komplexe Struktur dieser Substanzen zurück.

1.4.2 Knochenzellen

Eine Darstellung der Organisation des Knochengewebes, die es versäumt auf die Knochenzellen einzugehen, muß unvollständig bleiben. Die Beziehungen der Knochenzellen zu der sie umgebenden Materie der Interzellularsubstanz sind aufzuzeigen. Eine Abhandlung der Osteozyten unter dem Aspekt ihrer synthetischen und lytischen Aktivität erfolgt in anderem Zusammenhang (siehe 3.2.3).

Die Zellen des Knochengewebes liegen in Knochenhöhlchen (Lakunen), deren Gestalt als "mandelförmig" (Knese, 1970), bzw. "pflaumenkernförmig" (Bargmann, 1977) beschrieben wird. Von den beiden schwach konvexen Flächen der Höhlchen geht die Mehrzahl der Knochenkanälchen ab. Die kantenständigen Kanälchen ziehen zunächst parallel der jeweiligen Lakunenachse, um dann schließlich in rechtem Winkel in die Schar der übrigen einzuschwenken (Bergmann, 1977). Die Kanälchen stellen in ihrer Gesamtheit ein zusammenhängendes Röhrensystem dar (Bargmann, 1977).

Nach Baud (1968) können große und kleine Lakunen unterschieden werden. Bargmann (1977) gibt den durchschnittlichen Längsdurchmesser eines Knochenhöhlchens mit ca. 30 µm an.

Der Durchmesser der Knochenkanälchen wurde mit 1,1 - 1,9 µm (Koelliker, 1889), 1000 - 2500 Å (Robinson und Watson, 1952), 750 - 2500 Å (Band, 1960), 0,35 - 0,45 µm (Frost, 1961), 4000 - 5500 Å (Knese und v. Harnack, 1962) angegeben. Nach Robinson (1964) beträgt der Kanaldurchmesser beim Kind 3000 - 3500 Å, bei jungen Erwachsenen 8800 Å und im Senium 6000 - 6500 Å.

In die Knochenkanälchen entsenden die Osteozyten Zytoplasmafortsätze, mittels derer sie untereinander in Verbindung stehen. Die Zytoplasmafortsätze messen 350 - 1200 Å, in Zellnähe auch 2000 Å (Knese, 1979).

Als Umhüllung des Hohlraumsystems von Knochenhöhlchen und Kanälen nahm man eine "Grenzscheide" (Virchow, 1850; Broesike, 1882) oder "Kapsel" (Rouget, 1858; Neumann, 1863) an. Die Meinungen über den Aufbau der Kapsel gingen weit auseinander (v. Ebner, 1874; Weidenreich, 1930; Schaffer, 1933). Elektronenmikroskopische Studien von Knese und v. Harnack (1962) lassen vermuten, daß zwei ihrer Natur nach unterschiedliche Strukturformen die Hülle eines Osteozyten und seiner Fortsätze aufbauen. "Das eine ist ein besonderer Teil der Interzellularsubstanz, das zweite ein unterschiedlich strukturierter Mantel aus Polysacchariden, überwiegend wohl Proteoglykanen und dünnen Kollagenfibrillen" (Knese, 1979). In neuerer Zeit werden diese beiden Hüllen nicht eindeutig voneinander unterschieden (Knese, 1979).

Die Wand der Lakunen weist im allgemeinen eine "Eigenfaserung" (Knese, 1979) auf, wobei die Ordnung der Fibrillen starke Variationen zeigt (Knese und v. Harnack, 1962; Boyde und Hobdell, 1969). Die Kanalwände besitzen ebenfalls größtenteils eine "Eigenfaserung" (Knese, 1979). Die Anordnung der Fibrillen folgt dabei anderen Prinzipien als die Orientierung der Fibrillen in der Hülle der Lakunen (Knese, 1979).

Die Flächendichte der Osteozyten und damit auch der Lakunen weist lebenszeitliche und topographische Unterschiede auf (Knese, 1979). Unter Flächendichte ist dabei die Zahl der Osteozyten je mm^2 Schnittfläche zu verstehen. Zahl und damit Abstand der Knochenzellen voneinander können

mit dem Diffusionsradius bzw. der kritischen Schichtdicke in Verbindung gebracht werden. Der Abstand des Osteozyten von der Kapillare beträgt nicht mehr als 1/10 mm (Frost, 1961) bzw. in der Spongiosa 200 µm und in der Kompakta 300 µm (Voss, 1954).

1.5 Lamellen (Struktur 4. Ordnung)

Die erste Stufe der Zusammenfügung von Kollagenfibrillen mit ihrem "Mantel" organischer und anorganischer Substanzen wird als Lamelle bezeichnet (Knese, 1954, 1970, 1979).

Die Lamellenstruktur wurde anhand verschiedenster Methoden untersucht, im Lichtmikroskop an gefärbten oder ungefärbten Schnitten, im polarisierten Licht, anhand von Mikroradiogrammen, mit Hilfe der Röntgenbeugung und schließlich im Elektronenmikroskop und zwar an Abdrücken und Dünnschliffen.

Die Ansichten über den Lamellenaufbau sind teilweise recht unterschiedlich.

Bei Betrachtung im Lichtmikroskop erscheinen Lamellen "gestreift" oder "gepunktet" (v. Ebner, 1887; Weidenreich, 1930), da die Fibrillen einmal annähernd längs getroffen, zum anderen quer geschnitten sind.

Tomes und de Morgan (1853) hatten eine "homogene" und eine "granuläre" Schicht beschrieben. Andererseits unterschied Ranvier (1875) "gestreifte" von "homogenen" Lamellen.

An den "gepunkteten" Lamellen ist das Phänomen der

"Punktwanderung" zu beobachten. Stellt man die optische Ebene auf die untere Schnittfläche ein und "durchwandert" den Schnitt durch Drehen der Mikrometerschraube bis zur Scharfeinstellung der oberen Schnittfläche, so kann eine Seitwärtsbewegung der Punkte festgestellt werden. Diese Erscheinung der "Punktwanderung" spricht dafür, daß die steilen Fasern nicht genau parallel zum Haversschen Kanal und senkrecht zur Schnittebene liegen (v. Ebner, 1887; Weidenreich, 1930).

Die Dicke der Lamellen beträgt 4,5 - 11 µm (Koelliker, 1889), 3 - 5 µm (v. Ebner, 1875), 2 - 5 µm (Weidenreich, 1930).

Die optische Qualität der Kollagenfasern wurde in der Dimension der Struktur vierter Ordnung dazu benützt, um Anordnung und Verlaufsweise der Fibrillen zu klären. Die Kollagenfibrille ist bekanntlich positiv einachsig doppelbrechend, d.h. sie zeigt eine Doppelbrechung nur in der Längsachse der Faser, nicht aber senkrecht dazu (Knese, 1970). Kollagenfasern, die mit ihrer Längsachse mehr oder weniger in der Präparatebene liegen, erscheinen bei Betrachtung im polarisierten Licht hell, senkrecht zur Schnittebene gelegene aber dunkel. Im Knochenquerschnitt präsentieren sich deshalb flachgewickelte Lamellen im polarisierten Licht als helle Elemente; die steilen Lamellen erscheinen dagegen dunkel (siehe Abb. 4).

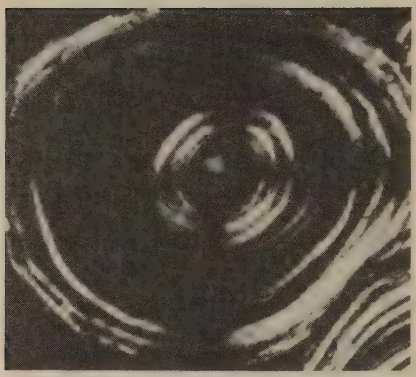
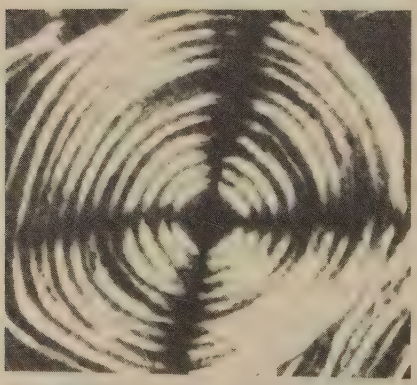
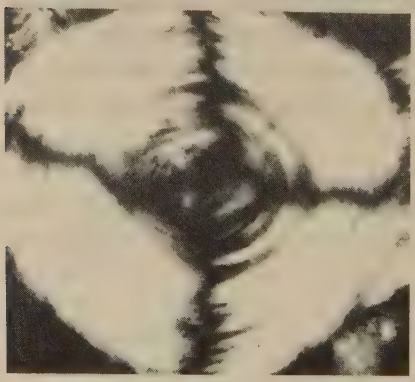


Abb. 4:
Lamellen im polarisierten Licht (aus Knese, 1954)

A: Osteon mit überwiegend steil gewickelten Lamellen. Um den Haversschen Kanal und in der Osteonperipherie einige flach gewickelte Lamellen.



B: Regelmäßig gewickeltes Osteon



C: Osteon mit flach gewickelten, undeutlich gegeneinander abgegrenzten Lamellen

Den Wechsel von Lamellen verschiedener optischer Qualität führte Ziegler (1906) auf Lamellen unterschiedlicher Qualitäten zurück, nämlich "Faserlamellen" und solchen aus "Zwischensubstanz". Ruth (1947) unterschied "Kollagenfaserlamellen" von "granulären" Schichten. Rutishauser et el. (1950) und Rouiller et al. (1952) sprachen von "anisotropen Faserlamellen" und "isotropen Zementlamellen".

Elektronenmikroskopisch konnten solche "Zementlamellen" nicht nachgewiesen werden, wohl aber eine "interlamelläre Zementzone", die sich infolge der Zufallsorientierung der Fibrillen im polarisierten isotrop verhält (Ascenzi, Bonucci und Bocciarelli, 1965). Vermutlich handelt es sich bei dieser Zone um die Schicht zwischen zwei Lamellen, in der ein Faseraustausch erfolgt (Knese und v. Harnack, 1962).

Bereits v. Ebner (1875) hatte den Übergang von Fasern einer Lamelle in eine andere beschrieben und von einem "gesägten" Lamellenrand gesprochen. Knese, Voges und Ritschl (1954) nehmen auf Grund von Untersuchungen im polarisierten Licht an, daß die Lamelle in ihrer Mitte aus einem "kompakten Faserpaket" besteht, das Einzelheiten des Faserverlaufs nicht erkennen käßt. Auf beiden Seiten besitzt die Lamelle eine aufgelockerte Zone. Diese Zonen werden von Fasern gebildet, die aus einer Lamelle austreten, um sich dann in einer Nachbarlamelle zu verlieren oder bogenförmig bis zur übernächsten Lamelle zu ziehen (Knese et al., 1954). Beim Übertritt der Fasern in den zentralen Lamellenteil ergibt sich ein bestimmter Einstiegswinkel. Ausgehend von den verschieden gerichteten Fasereinstiegen bei der Mehrzahl der Lamellen, nehmen Knese et al. (1954) an, daß die Fasern

innerhalb des Lamellenkerns sowohl im Uhrzeigersinn als auch entgegengesetzt weiterlaufen. Die sich kreuzenden Fasern bilden ein "rhombusartiges Maschen- oder Mattenwerk", dessen Längsachse bei den steil gewickelten Lamellen in der Längsachse des Knochens, bei den flach gewikkelten Lamellen mehr in der Querschnittsebene liegt (Knese et al., 1954).

Frank et al. (1955) treffen wegen des verschiedenartigen Faseraustauschs eine Unterscheidung zwischen "gefiederten" und "intermediären" Lamellen mit bogenförmigem Faserverlauf. Bei "gefiederten" Lamellen ziehen die Fasern von einem Zentrum schräg nach außen wie die Fahne einer Feder und verflechten sich mit benachbarten Fibrillen. Durch annähernd bogenförmig verlaufende Fibrillen zeichnet sich der zweite Typ des Lamellenbaus nach Frank et al. aus.

Nur wenige Autoren waren der Meinung, daß die Fasern innerhalb einer Lamelle parallel zueinander ziehen (Gebhardt, 1906; Furuta, 1949). Die überwiegende Mehrheit nahm ein mattenartiges Geflecht der Kollagenfibrillen an (v. Ebner, 1875; Weidenreich, 1930; Roullier et al, 1951; Robinson und Watson, 1952; Knese et al., 1954, Knese und v. Harnack, 1962; u.a.). Bisweilen kann in diesem Geflecht eine Faserrichtung dominieren, wobei aber zusätzlich stets Fasern mit unterschiedlicher Verlaufsrichtung vorhanden sind (Knese et al., 1954).

Das angenommene mattenartige Geflecht der Fibrillen konnte mit Hilfe des Elektronenmikroskops nachgewiesen werden (Robinson und Watson, 1952; Knese und v. Harnack, 1962). Die Fibrillen, zunächst getrennt durch den interfibrillären Raum, scheren aus ihrer ursprünglichen Richtung aus und legen sich mit anderen zu Bündeln zusammen um dann schließlich wieder auseinanderzuweichen. Neben Fibrillen

in den Hauptrichtungen der Lamelle kommen einzelne Fibrillen oder Fibrillengruppen vor, die senkrecht dazu oder in einem Bogensystem verlaufen (Knese, 1979). An den Rändern der Lamelle verflechten sich die Fibrillen aus benachbarten Lamellen oder scheren bogenförmig in die Nachbarlamelle aus (Knese, 1979).

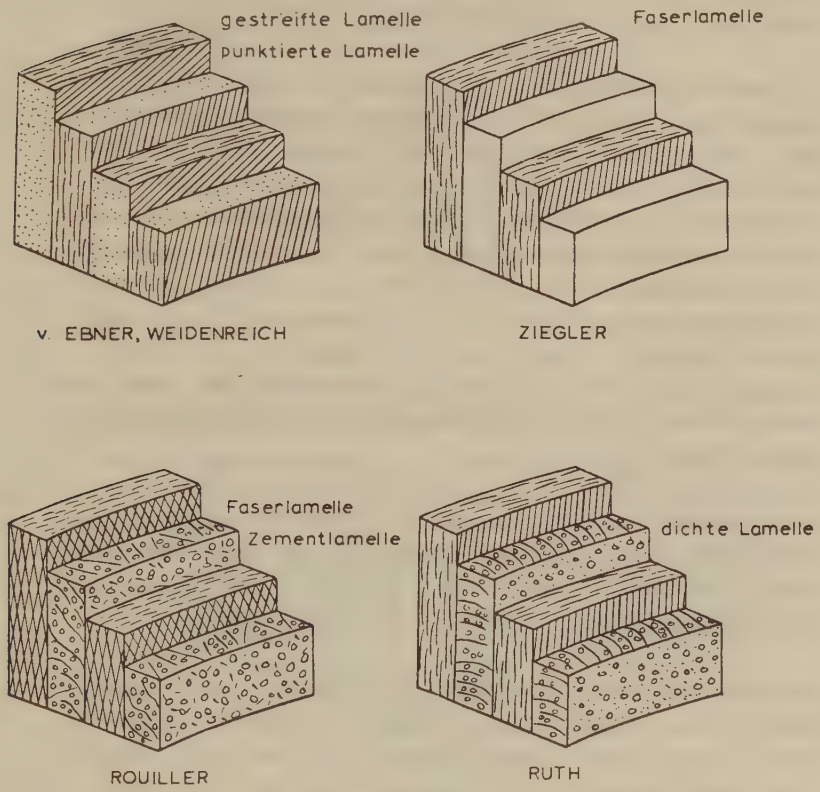


Abb. 5: Darstellung der verschiedenen älteren Auffassungen über den Lamellenaufbau (nach Rouiller et al., 1952).

Das unmittelbare Studium der Anordnung und der Verlaufsweise der Fibrillen mittels des Elektronenmikroskops bestätigte die auf Grund polarisationsoptischer Untersuchungen vermutete "mangelnde Individualität" der Lamellen (Burkhardt, 1929; Knese et al., 1954; Knese, 1970). "Im Knochen liegt eine Fibrillenstruktur mit wechselnder Ordnung der Fasern vor. Ein dichter Anteil des Gefüges mit annähernd gleichartiger Streichrichtung der Fibrillen stellt eine Lamelle dar" (Knese, 1979).

In nachfolgendem Schema berücksichtigt Knese (1954) alle bisher über den Aufbau der Lamellen gemachten Beobachtungen, nämlich den Unterschied von "gepunkteten" und "gestreiften", damit steil und flach gewickelten Lamellen, sowie die Faserverbindungen der Lamellen untereinander. Die Kollagenfibrillen bauen im zentralen Lamellenabschnitt ein spitzwinkliges Raumgitter auf. Die lange Achse des Maschenrhombus bestimmt, ob eine flache oder steile Lamelle vorliegt. Entsprechend sind im Längs- oder Querschnitt Punkte oder Streifen zu beobachten. Vom Lamellenkern ziehen Fasern in die benachbarte Lamelle oder in die übernächste.

Alle Angaben über den Verlauf der Fibrillen treffen auch für die Ausrichtung der Kristalle zu, da diese mit gewissen statistischen Abweichungen parallel zur Faserlängsachse gelagert sind (Knese, 1979) (siehe auch 2.1.3).

Während die Menge der organischen Substanz über alle Lamellen eines Osteons gleich bleibt (Davies und Engström, 1954), variiert der Mineralgehalt von Lamelle zu Lamelle sehr stark (Schmidt, 1933; Amprino und Engström, 1952; Engström und Engfeldt, 1953; Vincent, 1954; Frank et al., 1955).

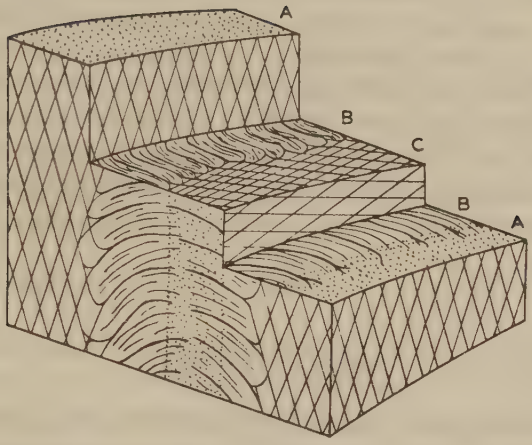


Abb. 6: Plastisches Schema des Faserlaufs in den Lamellen eines Osteons nach Knese (1954)

A: Kollagenfibrillen in longitudinaler Streichrichtung sind quer getroffen und die Lamelle erscheint damit als gepunktet (steil gewickelte Lamelle).

B: Bogenförmiges Ausscheren von Fasern aus dem Lamellenkern mit Übertritt und Umbiegen in die Nachbarlamellen.

C: Vorwiegend zirkulär verlaufende Fasern (flachgewickelte Lamelle) sind im Querschnitt längs getroffen und liefern das Erscheinungsbild der gestreiften Lamelle. Im Längsschnitt erscheint die Lamelle als gepunktet.

Lamellen enden, indem sie unmittelbar abbrechen bzw. auskeilen (Petersen, 1930; Knese et al. 1954). Teilweise treffen benachbarte Systeme mit ihren Lamellen senkrecht aufeinander, wobei ein Faseraustausch möglich ist (Knese und v. Harnack, 1962). Häufiger ist jedoch der Fall, daß Lamellen des einen Systems unter "Bildung einer treppenartigen Struktur" abbrechen (Knese, 1979). Mitunter kann ein "bogenförmiges Ausscheren" von Teilen der Lamellen beobachtet werden. Wenn sich diese Lamellenteile einander zuwenden, entsteht eine "kuppelartige Faserstruktur" (Knese, 1979).

1.6 Lamellensysteme (Struktur 3. Ordnung)

Das reife Knochengewebe des Menschen wird als lamelläres bezeichnet. Die Lamellen sind dabei zu Systemen zusammengefügt, die in dem Ordnungssystem des Knochen nach Knese (1954, 1970, 1979) die Struktur dritter Ordnung darstellen.

Lamellen umgeben als Spezial- oder Haverssche Lamellen Gefäßkanäle. Die derart gebildeten Haversschen Systeme werden auch als "Osteone" (Biedermann, 1914) oder "Knochenröhrchen" (Petersen, 1930) bezeichnet. Das Osteon tritt im wesentlichen in der Substantia compacta auf (Bargmann, 1977; Heuck, 1979).

Das Gebiet zwischen den Osteonen nehmen Lamellen ein, denen eine direkte Beziehung zu Blutgefäßen fehlt. Man bezeichnet diese Systeme allgemein als Schalt- oder interstitielle Lamellen. Am äußeren Umfang des Knochens liegen unter dem Periost äußere und zur Markhöhle hin innere Generallamellen. Auf Grund ihres annähernd parallelen

Verlaufs zur Knochenoberfläche sind General- und Schaltlamellen als sog. Tangentiallamellen zusammengefaßt (Knese et al., 1954). Sie sind auf die Kompakta der Knochen beschränkt.

Der Feinbau der Bauelemente der Spongiosa unterscheidet sich von dem der Kompakta dadurch, "daß Lamellenverbände zusammengefügt sind und vollständige Osteone kaum vorkommen" (Heuck, 1979).

1.6.1 Osteone

Osteone erscheinen als wohlabgrenzbare "individuelle" Einheiten nur in Querschnitten durch Skelettstücke, während sie in Längsschnitten nur schwer oder überhaupt nicht auszumachen sind (Knese, 1970). Querschnitte von Haversschen Systemen erwiesen sich in Form und Wechsel von steil und flach gewickelten Lamellen als ausgesprochen vielfältig.

Von Gebhardt (1906) wurden fünf Osteonformen unterschieden, wobei seine Einteilung am polarisationsoptisch zu beobachtenden Kollagenfaserverlauf orientiert war:

1. Osteone ohne erkennbare Lamellierung
2. Osteone mit steiler Wicklung
3. Osteone mit flacher Wicklung
4. Osteone mit regelmäßigem Wechsel zwischen flach und steil
5. kombinierte Typen

Schon bald erkannte man, daß dieses Schema der Vielfalt der Wicklungsformen nicht Rechnung tragen konnte (Burkhardt, 1929; Petersen, 1930).

Eine Systematik von Osteonquerschnitten unter Berücksichtigung der Wicklungsformen der Kollagenfibrillen, der Größe und Form der Osteonquerschnitte wurde von Knese et al. (1954), Auerbach (1957) und Knese und Titschak (1962) angegeben. Durch eine möglichst vollständige Katalogisierung aller Eigenschaften, die ein Osteonquerschnitt aufweisen kann, gelang die Aufstellung eines Schlüssels, mit dessen Hilfe die Übernahme der Kennzeichen eines Osteons auf eine Lochkarte und deren maschinelle Bearbeitung möglich war (Knese und Titschak, 1962). Zur Untersuchung gelangten 47690 Querschnitte von Osteonen, die hauptsächlich aus den großen Extremitätenknochen eines 43jährigen Mannes stammten.

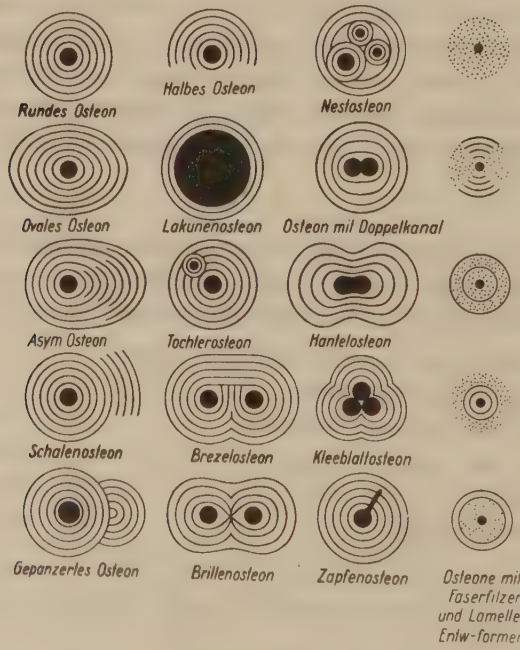


Abb. 7: Schematische Darstellung der Form von Osteonquerschnitten (nach Knese und Titschak, 1962)

Die Osteonstatistik ergab Beziehungen zwischen Osteongröße und Steigungsfolge: Einer Abnahme der regelmäßigen Steigungsfolge von den kleineren zu den größeren Osteonen steht eine Zunahme der überwiegend steilen Verlaufsweise von den kleineren zu den größeren Osteonen gegenüber. Mit der Größenzunahme der Osteone ist ein Absinken der Zahl von Osteonen ohne lamelläre Gliederung, die auch als sog. Faserfilzosteone (Knese, 1970) bezeichnet werden, korreliert. Es fällt weiter auf, daß steil oder flach gewickelte Lamellen in Gruppen auftreten, so daß eine rhythmische Gliederung der Osteonwand zustandekommt. Bei der Alterung nimmt die Menge der Osteone mit flacher und steiler Wicklung auf Kosten derer mit sog. Faserfilzen zu (Knese und Titschak, 1962; Knese, 1970, 1979).

Besondere Aufmerksamkeit schenkten seit jeher Autoren der Lamelle unmittelbar um den Gefäßkanal. Koelliker (1886) beschrieb die innerste Lamelle eines Haversschen Systems als "homogen und glasartig". Tomes und de Morgan (1853) sprachen von "einem Faserverlauf, der sich jeder Beschreibung entzieht".

Yamamoto (1970) maß ebenfalls der innersten Lamelle und ihrem mikroradiographischen und polarisationsoptischen Verhalten bei der Klassifizierung von Osteonen besondere Beachtung bei. Fünf Osteontypen werden beschrieben:

1. Das stark mineralisierte System mit engem Zentralkanal besitzt eine innere Lamelle geringster Röntgendurchlässigkeit.
2. Im schwach mineralisierten System mit weitem Kanallumen unterscheidet sich die innere Lamelle nicht von den anderen.

3. Das System hat einen Ring um den Kanal der geringere positive Doppelbrechung, aber starke Mineralisation aufweist.
4. Bei dem Haversschen System mit sekundären Systemen ist der innere Teil stärker mineralisiert und schwächer doppelbrechend.
5. Das System ist klein, hat einen verstopften Zentralkanal, besitzt eine breite innere Lamelle von schwacher Doppelbrechung; Kanal und Lamelle zeigen dieselbe Röntgendurchlässigkeit (Yamamoto, 1970).

Im allgemeinen beträgt die Mineralisation der Osteone zwischen 92 - 96 % (Frost, 1960).

Neben der morphologischen Klassifizierung der Osteone an Hand ihrer Querschnittsbilder versuchte man auch genetische Gesichtspunkte zu berücksichtigen.

Verschiedene Autoren (Smith, 1960; Enlow, 1962) benützten die Reihenfolge des Auftretens von Osteonen für ihre Osteonsystematik. Enlow (1962) schildert fünf Typen von Haversschen Systemen:

"1. Primäre Osteone
2. Sekundäre Osteone mit Ersatz von nekrotischem Knochen
3. Sekundäre Osteone bei der Verdichtung des endostalen Geflechtknochen
4. Sekundäre Osteone bei der Muskelverlagerung
5. Sekundäre Osteone bei der periostalen Resorption und dem metaphysären Umbau" (Enlow, 1962;; aus Knese, 1979).

Der Durchmesser von Haversschen Systemen wird von Frost (1961) mit 246 µm im Mittel, von Jowsey (1966) mit 250 µm

und von Currey (1964) mit 154 - 258 µm angegeben. Der Durchmesser der Haversschen Kanäle beträgt 71 µm (Frost, 1961), 173 µm (Jowsey, 1966) und 41 - 114 µm (Currey, 1964).

Für die Länge eines Osteons als "individuelle" Struktureinheit von einer bis zur nächsten Gefäßverzweigung wurden stark voneinander abweichende Werte angegeben: 3 - 4 cm (Benninghoff, 1925), 10 mm (Filogamo, 1946), 3 mm (Koltze, 1951) oder bis zu 2 cm (Frasca et al., 1976).

Zur Aufklärung des Osteonaufbaus wurden verschiedentlich Osteone rekonstruiert (Filogamo, 1946; Amprino, 1948; Cohen et al., 1958; u.a.).

"Alle Rekonstruktionen zeigen sehr deutlich, daß ein Osteon als abgrenzbare Einheit nur von einer bis zur nächsten Gefäßverzweigung reicht" (Knese, 1970). Die Außenform der Osteone präsentiert sich als sehr variabel. Balkonartige Absätze, sowie Verbindungen zu Schaltlamellen sind möglich. Der Faserverlauf bleibt innerhalb eines Osteons im allgemeinen gleich; lediglich bei 20 % der Haversschen Systeme ist ein Faserwechsel zu beobachten (Filogamo, 1946).

Die Vorstellung vom Osteon als "individuelle" Baueinheit in der Form eines gleichmäßig gestalteten Zylinders ist demnach nicht richtig. Der Ausspruch von Weiss (1960) "Simplicity, not complexity is the illusion" trifft also zu. Auch liegen die Lamellen nicht als Hohlröhren vor, die wie Sperrholzplatten zum Haversschen System zusammengefügt sind (Knese, Voges und Ritschl, 1954).

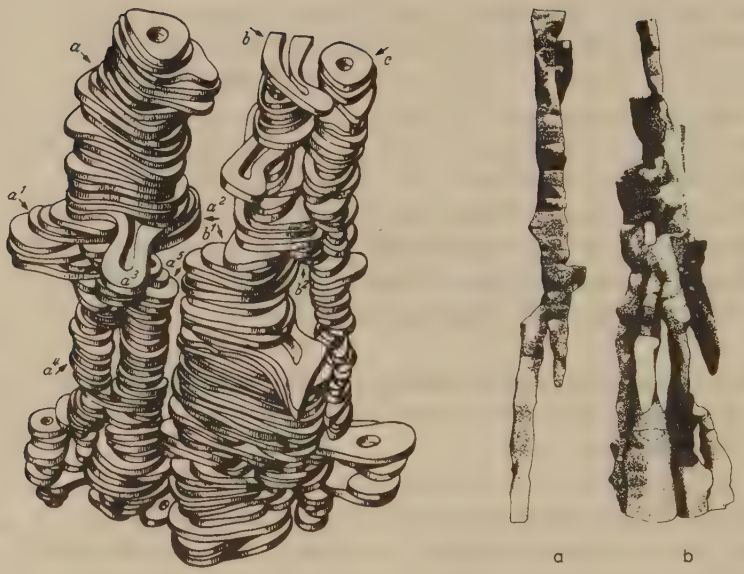


Abb. 8: A: Graphische Rekonstruktion einer stark verflochtenen Osteongruppe (Filogamo, 1944/45). Mensch, 65 Jahre, Humerus Höhe Tub. deltoidea. Das Osteon *a* zeigt bei a^1, a^2 und a^5 balkonartige Auskragungen, bei a^3 eine Gefäßverbindung, bei a^4 eine Aufteilung in zwei getrennte Osteone. Die Osteone *b* und *c* sind bei b^2 miteinander verbunden. Anschließend verlaufen sie wieder getrennt voneinander.

B: Rekonstruktionen von Osteonen aus der Mitte des Femurschafts vom Hund (Umzeichnung von Knese, 1970 nach Cohen und Harris, 1958).

a) Es liegt eine einfache Osteonform vor, wobei das Osteon in der Mitte des Modells blind endet.

b) Es handelt sich um eine komplexe Osteonform. Die Querschnitte des Osteons variieren stark in der Form. Die horizontalen Flächen stellen Verbindungen zu anderen, nicht dargestellten Osteonen dar. Auf der rechten Seite liegt wieder ein blind endigendes Osteon vor.

Vielfach wurden die Osteone als individuelle Bausteine des Knochengewebes aufgefaßt (Gebhardt, 1906; Biedermann, 1914; Benninghoff, 1925; Filogamo, 1946; Amprino, 1948; Cohen und Harris, 1958; u.a.). Tatsächlich handelt es sich aber beim Osteon um eine bestimmte Lagerungsform der Kollagenfibrillen, die im Ordnungssystem Kneses (1954, 1970, 1979) die Stufe dritter Ordnung darstellt.

1.6.2 Tangentiallamellen

Neben den Osteonen, deren Ordnung maßgeblich durch das Gefäßsystem bestimmt ist, kommen Lamellen ohne direkte topographische Beziehungen zu Gefäßen vor. Diese Lamellen liegen zueinander parallel. Sie nehmen einen mehr oder minder großen Teil eines Querschnitts durch ein Skelettstück ein. Generallamellen und Schaltlamellen werden wegen ihres annähernd parallelen Verlaufs zur Knochenoberfläche als Tangentiallamellen zusammengefaßt (Knese et al., 1954).

Die Generallamellen umziehen nie den ganzen Knochenquerschnitt (Knese, 1979) und laufen nach den Seiten hin in einer "uhrglasförmigen Gestalt" spitz aus (Petersen, 1930). Gewöhnlich können Generallamellen beim Erwachsenen nur in Epiphysennähe und in platten Knochen z.T. in Beziehung zu Spongiosaeinstrahlungen beobachtet werden. In diesem Fall zeigt der ansonsten streng parallele Verlauf der Lamellen starke Abweichungen davon.

Mit der Alterung steigt die Zahl der Osteone, die in Tangentiallamellen eingebaut werden (Amprino und Godina, 1954). Sehr kleine Gefäßkanäle sind zwischen den Lamellen zu finden. Diese Kanäle bilden die Grundlage für die Entstehung

von Osteonen. Der Verlauf der Tangentiallamellen erfährt durch die Osteoneinlagerung keine Störung.

Neben dieser Form von Schaltlamellen, die auf Generallamellen zurückzuführen sind, bezeichnet Koelliker (1889) Bruchstücke von Osteonen als eine zweite Art von Schaltlamellen.

1.6.3 Lamellenverbände der Spongiosa

Osteone kommen in der Substantia spongiosa des Knochens nur selten (Heuck, 1979) oder gar nicht vor (Bargmann, 1977). Es finden sich allerdings, ähnlich den Osteonen, "zusammenhängende zirkuläre Lamellensysteme, die annähernd ovoide oder kugelige markerfüllte Räume umschließen" (Bargmann, 1977). Zum anderen bauen Lamellen bälkchen-, röhrchen-, lamellen- und plättchenförmige Elemente in der Spongiosa auf. Durch die Aufspaltung, das Konfluieren mit benachbarten, Richtungswechsel und Übergang in andere liefern die Lamellen in diesen Elementen bewegte und vielseitige Bilder. Die Lamellen in den Spongiosaelementen liegen nahezu parallel übereinander (Heuck, 1979). Die Dicke der Bauelemente zeigt innerhalb eines Skelettstücks große Unterschiede.

Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen von Spongiosaoberflächen bestätigen, daß der spongiöse Knochen, ebenso wie der kompakte, aktive und ruhende Zonen aufweist (Lindenfelser, Kroenert, Orth, 1964). Aktive Zonen haben unter einem geordneten Flechtwerk unmineralisierter Fibrillen ein Gefüge unregelmäßig angeordneter Knochenzellager. Ruhende Zonen sind stets durch wellenförmige, etwa parallel gerichtete mineralisierte Faserbündel gekennzeichnet (Lindenfelser, Orth und Kroenert, 1964).

1.7 Topographische Anordnung der Lamellensysteme (Struktur 2. Ordnung)

Nach Untersuchungen von Femur, Tibia, Fibula, Humerus, Radius und Ulna eines 43jährigen Mannes kamen Knese et al. (1954) zu dem Ergebnis, daß eine bestimmte ortsgemäße Verteilung der Osteonquerschnitte vorliegt, die das jeweilige Skelettstück kennzeichnet. Die topographisch unterschiedliche Zusammenlagerung von Osteonen wurde von den Autoren als Struktur zweiter Ordnung bezeichnet.

Das Ordnungssystem von Petersen (1930) wurde um eine Stufe erweitert, die übrigen Ordnungsstufen von Petersen entsprechend um eine Stelle verrückt.

Schließlich blieb der Begriff der Struktur zweiter Ordnung nicht mehr allein auf die topographische Anordnung der Osteone beschränkt, sondern wurde auf die Zusammenlagerung der Lamellensysteme schlechthin ausgedehnt (Knese, 1970, 1979).

Bereits Benninghoff (1925) hatte versucht die Architektur der Kompakta, d.h. die Struktur zweiter Ordnung, mit Hilfe der Spaltlinienmethode zu klären. Er fand dabei einen "im wesentlichen longitudinalen Verlauf der Strukturen." Verschiedentlich unterzog man das Spaltlinienverfahren einer Kritik (Evans und Goff, 1957; Auerbach, 1955). Nach Knese (1958) können die Spaltlinien die "Vielfältigkeit der Strukturanordnung" nicht wiedergeben.

Küntscher (1935) glaubte, den Befund Benninghoffs über die Streichrichtung der Osteone anhand von Lackrißversuchen bestätigen zu können. Die Lackrisse geben aber ein Bild der Dehnungen und erlauben damit keine Aussagen über Makro-

und Mikrostruktur des Knochens (Evans und Gott, 1957).

Knese et al. (1954) fanden in Übereinstimmung mit Benninghoff (1925) einen vorwiegend parallelen Verlauf der Osteone zur Knochenlängsachse. Nur etwa ein Drittel der Haversschen Systeme weist eine verschieden starke Versetzung gegen die Längsachse des Skelettstücks auf.

Auerbach (1957) sowie Knese und Titschak (1962) konnten nach Untersuchungen einer Reihe von Individuen zeigen, daß die Struktur zweiter Ordnung keine statistisch zufällige, sondern eine ortsgemäße ist. Die Bemerkung Virchows (1875) "Varium et mutabile semper femina, aber es könnte noch besser auf die Knochen angewandt werden" trifft damit nicht zu.

Die Zahl der Osteone pro Querschnittsfläche, die Flächendichte der Osteone, variiert innerhalb der einzelnen Skelettstücke. Bei allen untersuchten Schnitten war jedoch eine Zunahme der Flächendichte der Osteonquerschnitte vom Markraum zum Periost hin zu beobachten (Knese und Titschak, 1962). Analog zur Änderung der Flächendichte sind kleinere Osteone mehr zum Periost hin, größere dagegen mehr marknahe zu finden (Knese, 1970).

In bestimmten Skelettgebieten [Regionen] sind Querschnitte vorzufinden, die nahezu ausschließlich von Faserfilzosteonen beherrscht werden, während in anderen Regionen hauptsächlich Haverssche Systeme mit steiler Wicklung vorkommen (Knese, 1970). In einem Skelettstück dominiert also eine Steigungsfolge (Knese, 1979).

Bei dem Vergleich eines Skelettgebiets von Menschen unterschiedlichen Alters zeigen sich erhebliche Strukturdiffe-

renzen. Mit der Alterung nimmt die Zahl der in die Tangentiallamellen eingebauten Osteone zu.

Neben Beziehungen der Steigungsfolge innerhalb eines Osteonquerschnitts zur Osteongröße (siehe 1.6.1) bestehen auch solche zur Lage des Osteons im Skelettquerschnitt (Knese und Titschak, 1962).

Die einzelnen Osteonformen (runde, ovale, asymmetrische, ...) finden sich mit unterschiedlicher Häufigkeit in den verschiedenen Knochen (Knese et al., 1954).

Innerhalb der Knochenquerschnitte liegt eine bestimmte Verteilung der einzelnen Osteonformen vor. Asymmetrische Osteone haben Verteilungsschwerpunkte an den Flächen, runde und Osteonschrägschnitte dagegen an den Kanten eines Skelettstücks (Auerbach, 1957; Knese und Titschak, 1962).

Knese (1979) faßt seine Ergebnisse über eine "Analyse nach Querschnittshöhe im Knochen und Lage im Querschnitt definierter Regionen" folgendermaßen zusammen:

"1) Typen einer Struktur 2. Ordnung, die an verschiedenen Skelettelementen wiederkehren, existieren nicht.
2) Jedes Skelettsück besitzt in seinen verschiedenen Anteilen einen individuellen Bau.
3) Die Verteilung der Strukturform ist als Funktion [im mathematischen Sinn] des Querschnitts anzusehen.
4) Asymmetrische Osteone haben Verteilungsschwerpunkte an den Kanten.
5) In einem Skelettstück herrscht eine Steigungsfolge vor; gleichartige Wicklungsformen finden sich z.T. in gegenüberliegenden Regionen.
6) Die Zahl der Osteone je Querschnittsfläche ist verschieden."

Die Struktur der 2. Ordnung als topographisch spezifische Zusammenlagerung der Lamellensysteme erweist sich als ungewöhnlich verwickelt und ist von verschiedensten Faktoren abhängig. Die Erstellung eines Bauprinzips für die Struktur zweiter Ordnung ist nicht möglich (Knese et al., 1954; Knese, 1970, 1979).

1.8 Kompakta-Spongiosa-Verteilung (Struktur 1. Ordnung)

Jeder Knochen stellt einen unterschiedlich geformten und charakteristisch strukturierten Baustein des Skelettsystems dar (Heuck, 1979). "Die Gesamtform des Knochens ist das, was die Osteologie vom Knochen aussagt. Die erste Binnenform des Knochenaufbaus stellt die Kompakta-Spongiosa-Verteilung dar" (Petersen, 1930). Im hierarchisch gegliederten Ordnungssystem der Knochenstruktur stellt sie die erste Stufe dar (Petersen, 1930; Knese et al., 1954; Knese, 1970, 1979).

Am reifen Knochen des Erwachsenen, dem Lamellenknochen, unterscheidet man 1. das Periost, die Knochenhaut, 2. die dichte Rinde [Kompakta, Kortikalis], 3. das Bälkchenwerk der Spongiosa, in welches sich die Kortikalis fortsetzt (Bargmann, 1977). Eine zusammenhängende besondere Bindegewebsschicht im Sinne eines "Endost" existiert nicht (Bargmann, 1977).

Das Mengenverhältnis von Kompakta zu Spongiosa in kurzen, platten und langen Knochen erweist sich als außerordentlich unterschiedlich.

Kurze Knochen, z.B. Wirbel oder Handwurzelknochen, bestehen im wesentlichen aus Spongiosa, deren "Schwammwerk" nur von einer dünnen Kompakta umgeben ist.

Dagegen zeichnen sich die langen Knochen, z.B. das Femur, durch eine im Diaphysenbereich dicke Kompakta aus, die in Richtung Epiphyse an Dicke verliert und schließlich in das feine Bälkchenwerk der Spongiosa übergeht (Heuck, 1979). Die Knochenhöhle der Diaphyse und das Maschenwerk der Spongiosa enthalten das Knochenmark. Alle Röhrenknochen besitzen einen dreikantigen Schaft, wie auch in den Pariser Nomina anatomica betont wird, sowie eine rundliche Markhöhle (Knese, 1970).

Die platten Knochen bestehen aus zwei Kompaktaschichten, die durch Spongiosabälkchen miteinander verbunden sind (Heuck, 1979). Als Beispiel dafür kann der Knochen des Hirnschädels angeführt werden, bei dem die Diploespongiosa durch die Lamina externa und interna als Kompakta begrenzt wird. Verschiedene platte Knochen, wie etwa das Siebbein, werden nur teilweise aus Lamellenschichten aufgebaut, so daß man nicht von Kompakta oder Spongiosa sprechen kann (Bargmann, 1977).

Quantitative Analysen von Mikroradiogrammen des gesunden menschlichen Knochens zeigen, daß in Knochenquerschnitten der Flächenanteil der Kompakta beim Kleinkind 79,8 (12,4) Prozent, beim jungen Erwachsenen 92,6 (1,3) Prozent und im Senium 91,2 (2,3) Prozent beträgt (Heuck, 1979; in Klammern: Standardabweichung). Der Flächenanteil der Spongiosa nimmt von 29,8 (5,5) Prozent beim Kleinkind, über 26,0 (3,8) Prozent beim jugendlichen Erwachsenen auf 25,5 (5,9) Prozent beim Greis ab (Heuck, 1979).

Die Makrostruktur der Spongiosa besteht aus Bälkchen, Röhrchen, Lamellen und Plättchen. Sie werden von übereinander geschichteten Lamellenverbänden aufgebaut. Osteone fehlen größtenteils (Heuck, 1979) oder kommen überhaupt

Abb. 9: Ausschnitt aus der Spongiosa im Bereich des Femurhalses. Hauptsächlich Spongiosa tubulosa (Zeiger, 1933).

nicht vor (Bargmann, 1977). Die einzelnen Bauelemente kommen beim Menschen miteinander kombiniert vor. An wichtigsten Spongiosatypen kann aufgezählt werden (Heuck, 1979):

1. Spongiosa pilosa oder Kugelschalenspongiosa
2. Spongiosa tubulosa oder Röhrenspongiosa
3. Spongiosa trabeculosa oder Bälkchenspongiosa
4. Spongiosa lamellosa oder Lamellenspongiosa
5. Spongiosa laminosa oder Plattenspongiosa

Bei verschiedenen Wirbeltieren sind einzelne Spongiosatypen noch in reiner Form erhalten. Eine reine Spongiosa tubulosa präsentiert sich im Walwirbel. Beim Menschen hingegen treten die Spongiosatypen miteinander gemischt auf.

In der menschlichen Spongiosa wechseln die Dicke der Bauelemente und die Weite der Maschen innerhalb eines Knochens erheblich. Die Spongiosa trabeculosa ist am häufigsten vertreten (Heuck, 1979).

Bargmann (1977) erscheint eine weitergehende morphologische Systematik der Spongiosa als wenig aussichtsvoll, da das Bild der Spongiosaarchitektur in den verschiedenen Skelettstücken stark variiert.

1.9 Zusammenfassung

Die Struktur des Knochens präsentiert sich als überaus verwickelt. Im Knochengewebe sind die Komponenten, Fasern und Kristalle, unter Einbeziehung der Gefäßkanäle in einem differenzierten Gefüge angeordnet, das von der makroskopischen bis in die molekulare Dimension reicht. In diesem Gefüge wurde eine besondere Ordnung erkannt, die zur

Aufstellung einer Reihe hierarchisch geordneter Ordnungsstufen führte:

1. Kompakta-Spongiosa-Verteilung,
2. topographische Anordnung der Lamellensysteme,
3. Lamellensysteme,
4. Lamellen,
5. Fasern und Kristalle,
6. Molekularstruktur.

Es zeigte sich, daß die Anschauungen über die Organisation der einzelnen Ordnungsstufen mit verfeinerten Untersuchungsmethoden weitgehende Änderungen erfuhren. Durch die in jüngerer Zeit über Organisation und strukturellen Aufbau der Interzellularsubstanzen gewonnenen Erkenntnisse haben die Begriffe "Grundsubstanz" und "Matrix" endgültig ihren Sinn verloren. Vorstellungen über die Lamellen und Osteone als individuelle Gebilde, die lange Zeit die Ansichten über die Bauprinzipien des Knochens entscheidend geprägt hatten, erweisen sich als nicht richtig. Weder die Lamellen noch die Osteone sind individuelle Bausteine. Vielmehr handelt es sich um eine bestimmte Lagerungsform der Kollagenfasern. Die Lagerungsform der Fasern bestimmt die Struktur in den Ordnungsstufen 1 bis 5. Die Struktur zweiter Ordnung als topographisch spezifische Zusammenlagerung der Lamellensysteme erweist sich als ungewöhnlich verwickelt. Die Erstellung eines Bauprinzips für die Struktur zweiter Ordnung ist daher nicht möglich.

2. Die Struktur des Unterkiefers

2.1 Einleitung

Die meisten Untersuchungen, die sich mit Strukturen des menschlichen Unterkiefers auseinandersetzen, erschöpfen sich im Beschreiben der Spongiosaarchitektur, hauptsächlich der Richtung und dem Verlauf der Spongiosabälkchen (Walkhoff, 1900, 1902, 1903; Toldt, 1904; Weigele, 1921; Winkler, 1921; 1922; Franke, 1922; Benninghoff, 1925; Katz, 1931; Dowgjallo, 1932; Seipel, 1934; Molnar, 1939; Seipel, 1948; Witmer, 1956; Häupl, 1959; Marx, 1966; Badoux, 1966; Sukharev, 1974; Lichtenau, 1977; u.a.). Die Spongiosaarchitektur ist im Sinne Kneses (1954) als Teil der Struktur erster Ordnung aufzufassen. Die Struktur erster Ordnung umfaßt in ihrer Gesamtheit die Kompakta-Spongiosa-Verteilung. Lautenbach (1971, 1972, 1979) hat sich mit dieser Kompaktaverteilung der Mandibula besonders befaßt.

Die Architektur der Kompakta als Struktur zweiter Ordnung wird von zahlreichen Autoren abgehandelt, wobei sich deren Untersuchungen meist auf Richtung und Verlauf der Osteonzüge beschränken (Benninghoff, 1925, 1927, 1930, 1931; Dowgjallo, 1931; Zeiger, 1932; Seipel, 1934, 1948; Dempster und Enlow, 1959; Lautenbach, 1971, 1972, 1979).

Es überrascht, wie wenig die Histologie des gesunden, nicht pathologisch veränderten Unterkiefers bearbeitet worden ist. Dies trifft besonders für das letzte Jahrhundert zu. Die Feinstrukturen der Mandibula werden recht knapp dargestellt und auf Einzelheiten kaum eingegangen (Weidenreich, 1930; Petersen, 1930; Sobotta, 1942; Bucher, 1948, 1968, 1973; Bargmann, 1977). Lautenbach hat 1969 die ersten Untersuchun-

gen mit dem Rasterelektronenmikroskop am Kieferknochen durchgeführt. Der Autor liefert ein umfassendes Bild der Strukturen der Mandibula im Bereich der dritten, vierten und z.T. fünften Ordnung.

Untersuchungen, deren Gegenstand die Molekularstruktur der Gewebekomponenten speziell der Mandibula ist, sind meines Wissens bis jetzt noch nicht erfolgt. Solche Untersuchungen wären jedoch wünschenswert, um eventuell Unterschiede zu anderen Skelettstücken aufzeigen zu können.

2.2 Kompakta-Spongiosa-Verteilung der Mandibula (Struktur 1. Ordnung)

Petersen (1930) zählt die Mandibula zu den platten Knochen. Diese bestehen, wie schon erwähnt, aus zwei durch Spongiosabälkchen verbundenen Kompaktaschichten.

Von Robertson und Smith (1978) wird der Unterkiefer als "ein im Grunde genommen U-förmiger langer Knochen" betrachtet, "dessen Struktur verwickelter als die der Extremitätenknochen ist".

Die Kompakta der Mandibula umschließt die Spongiosa schalenartig. Der basale Kompaktaanteil zeichnet sich durch besondere Dicke aus. In Richtung Alveolarfortsatz erfolgt eine Auflockerung und fließende Übergänge zur Spongiosa sind zu beobachten (Lautenbach, 1979). Auf der Innenseite des Unterkiefers wird die Spongiosa nur von einer dünnen Kompaktadecke begrenzt (Lautenbach, 1972, 1979). Nach Katz (1931) ist die vestibuläre Kompaktalamelle im Gebiet der Molaren doppelt so dick wie die linguale. Im Prämolarenbereich sind beide annähernd gleich groß, während im Frontzahnbereich eine Verdickung der lingualen und ein

Dünnerwerden der vestibulären Lamelle zu verzeichnen ist (Katz, 1931). Im Alveolarfortsatz fehlt die schalenartige Kompakta und die Markräume konfluieren mit dem Weichteilgewebe (Lautenbach, 1972, 1979). Die Kompaktaschicht im Bereich des Foramen mandibulae, sowie im unmittelbar benachbarten Teil des Canalis mandibulae ist wesentlich dünner als diejenige, die den Unterkiefer umgibt (Lautenbach, 1979). Der Kiefergelenkkopf wird von einer dichten und kompakten Knochenschicht umhüllt (Lautenbach, 1979).

Weigele (1921) sieht in der Verteilung der Kompaktamasse über den Querschnitt eine Mittelform zwischen T-Profil und Kreisscheibe, zwei mechanisch günstige Formen. Zusätzlich weist die Kompakta Leisten auf, die man als Verstärkungen interpretiert (Langenbein, 1977). Die Linea obliqua und die Linea mylohyoidea sind solche Verstärkungsleisten in der Molarengegend (Conrad, 1948).

Die Architektur der Spongiosa des Unterkiefers war Gegenstand zahlreicher Studien.

Walkhoff (1900, 1901, 1902) untersuchte eingehend die Spongiosastrukturen der Anthropomorphen und des Menschen. Unter vorzugsweiser Anwendung der Radiographie glaubte Walkhoff (1922) charakteristische Spongiosastrukturen entdeckt zu haben, die er "Trajektorien" nannte, und die sich in solche des Kieferkörpers und des Kieferastes gliedern lassen.

Toldt (1904) beschrieb ebenfalls charakteristische Spongiosaanordnungen im Unterkiefer, vermied jedoch dabei den Ausdruck "Trajectorium".

Neben zahlreichen anderen Autoren (Levin, 1913; Bluntschli, 1926; Monheimer, 1928; Japiot, 1928; Gyman, 1929; Katz, 1931; Winkler, 1921, 1922; Conrad, 1948; u.a.) beschäftigte sich auch Küppers (1971) mit den strukturellen Verhältnissen der Spongiosa der Mandibula. Er untersuchte die Spongiosaarchitektur an Hand von Serienschnitten mazerierter Präparate in drei zueinander senkrechten Ebenen. Die Analyse der Schnittserien erlaubte die Konstruktion eines dreidimensionalen Spongiosasystems: "Von der Gelenkfläche des Caput mandibulae ausgehend erstreckt sich ein feinstrukturiertes Lamellensystem parallel zu der dorsalen Begrenzung des Gelenkfortsatzes. Seine Komponenten verlaufen im Gelenkköpfchen parallel zur Sagittalebene und werden von weniger streng ausgerichteten, parallel zu der Horizontalebene ziehenden Kommissuren und Spongiosaplättchen durchkreuzt. Je mehr sich dieses System dem Ansatz des Processus muscularis nähert, desto stärker werden die Spongiosalamellen in eine Ebene gelenkt, die sich von cranio-oral nach caudo-buccal erstreckt. Auch die Querverbindungen ändern ihre Verlaufsrichtung so, daß die rechtwinklige Kreuzung mit dem Lamellensystem erhalten bleibt. In Höhe des Muskelfortsatzes gehen die letztgenannten, wenig streng strukturierten Kommissuren in das sehr markant ausgebildete Lamellensystem des Processus muscularis über. Dessen Komponenten verbinden die ventro-buccale mit der oralen Kortikalis. Die Längsachse der Lamellen verläuft nahezu parallel der dorsalen Kontur des Gelenkfortsatzes und die Ebene der Lamellen ist schräg von cranio-buccal nach caudo-oral ausgerichtet. In dem Maße der Annäherung dieses Plattensystems zum Angulussegment wird die transversale, schräge Lage der Spongiosaplatten zur Horizontalen hin abgelenkt. Das von cranio-oral nach caudo-buccal ausgerichtete Lamellensystem des Gelenkfortsatzes strahlt mit einigen zarten Ausläufern in den Muskelfortsatz ein

und verbindet diese Spongiosaplatten unter rechtwinkliger Kreuzung. Auch die beschriebenen Spongiosaelemente unterhalb des Foramen mandibulae und des Kanales werden von Verbindungsbälkchen und -platten, deren Längsachse senkrecht auf den Komponenten des Lamellensystems steht, durchkreuzt. An der dorsalen Kompakta des Gelenkfortsatzes entspringt ein Bündel von Spongiosalamellen, die parallel zu der dünnen, gekrümmten, dorso- bzw. caudo-buccalen Kortikalis des äußeren Kieferwinkels verlaufen. Sie durchziehen das Angulussegment in dichter Formation und inserieren z.T. an der kompakten, caudo-buccalen und caudo-oralen Kortikalis des Kieferkörpers. Die restlichen Lamellen ziehen oberhalb der caudalen Kompakta des Kieferkörpers, wobei sie allmählich in eine von caudo-oral nach cranio-buccal geneigte Ebene abgelenkt werden. Diese halbröhrenförmigen Spongiosastrukturen des Angulussegments werden von vereinzelten Verbindungsbälkchen im rechten Winkel durchkreuzt. Auffällig ist eine kräftige Spongiosalamelle, die die dorsale Kortikalis des Gelenkfortsatzes mit der caudalen Kortikalis des Kieferkörpers verbindet und die Architektur des Angulussegments von der des Ramus ascendens trennt. Sie ist parallel dem Mandibularkanal angeordnet und halbröhrenförmig entsprechend der caudalen Kortikaliskrümmung des Angulussegments ausgebildet. Auch an der Basis des Alveolarfortsatzes finden sich Spongiosaplatten, deren Längsachsen parallel der Sagittalen verlaufen, und die, von cranio-buccal nach caudo-oral geneigt, die laterale mit der medialen Kompakta verbinden. Sie strahlen in Höhe des Trigonum retromolare ohne Unterbrechung in das Lamellensystem des Processus muscularis ein. Im Prämolaren- und Frontzahnbereich ist diese Struktur nahezu horizontal ausgerichtet. Die Alveolen sind von kegelartig angeordneten Spongiosastützen umgeben, wobei die Bälkchen, die dem Zahnhals am nächsten liegen, immer einen nahezu horizontalen Verlauf zeigen. In den Interdentalsepten finden sich hori-

zontale und vertikale Spongiosaplättchen. Die Letztgenannten verbinden, von dorso-lateral nach ventro-medial verlaufend, die orale mit der vestibulären Kieferwandung. Sie werden von Bälkchen, die nach dorso-medial ziehen, senkrecht durchkreuzt. Unter diesen findet man auch tangentiale Spongiosabälkchen, die die Alveolenseitenwände berühren und an den gegenüberliegenden Kortikaliswandungen inserieren. Bemerkenswert sind Spongiosaelemente, die zuweilen von den Wurzelspitzen aus bogenförmig nach caudodorsal verlaufen und in die Architektur des Kieferkörpers übergehen" (Küppers, 1971).

2.3 Topographische Anordnung der Lamellensysteme der Mandibula (Struktur 2. Ordnung)

Bereits Benninghoff (1925) hatte versucht die Architektur der Kompakta und damit die Struktur zweiter Ordnung nach Knese mit Hilfe der Spaltlinienmethode aufzuklären. Nach Benninghoff fallen die Spaltlinien mit der Streichrichtung der Osteone zusammen und geben somit deren Verlauf wieder. Speziell für den menschlichen Unterkiefer wies er "eine in der Seitenansicht hauptsächlich von links nach rechts verlaufende Querverspannung" nach. Die Spaltlinien ziehen von den Alveolen zunächst senkrecht nach unten, um sich allmählich im Bogen dem querverlaufenden Hauptsystem anzuschließen. Der Kieferast zeigt, abgesehen von einigen Linien, die strahlenförmig vom Kondylus zum Processus coronoideus, zum Oberrand des Kieferkörpers und zum Angulus externus laufen, im wesentlichen randparallele Züge (Benninghoff, 1925, 1927, 1930, 1931).

Bei seinen Untersuchungen wendet Dowgjallo (1931) ebenfalls die Spaltlinienmethode an. Er kann den von Benning-

hoff (1925) aufgezeigten Spaltlinienverlauf weitgehend bestätigen.

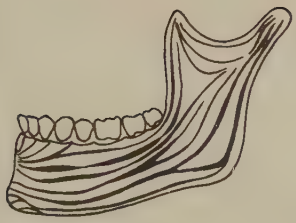


Abb. 10: Verstärkungspfeiler des menschlichen Unterkiefers nach den Spaltlinien (nach Benninghoff, 1931)

Zeiger (1932) wies nach, daß der oberflächliche Osteonverlauf des Unterkieferknochens sich größtenteils mit dem Spaltlinienverlauf deckt. An histologischen Schnitten fand er jedoch, daß der Unterkiefer weitgehend vom Typ des Osteonknochens abweicht. Auffallend ist die relativ geringe Anzahl der Osteone und das deutliche Überwiegen der interstitiellen Lamellensysteme. Die Osteone sind außerdem überwiegend exzentrisch gebaut (Zeiger, 1932).

Seipel (1934, 1948) bediente sich beim Studium der Kompaktaarchitektur teils einer modifizierten Spaltlinienmethode, teils nahm er eine schichtenweise Auffaserung des entkalkten Unterkiefers vor, um auch tiefere Schichten der Kompakta miterfassen zu können. Die bereits von Benninghoff (1925)

und Dowgjallo (1932) beschriebenen Osteonverläufe wurden bestätigt und deren konstantes Verhalten auch in tieferen Kompaktaschichten erkannt. Längere Strecken durchlaufende Haverssche Systeme sind nach Seipel nur selten anzutreffen.

Knese et al. (1954) fanden in Übereinstimmung mit Benninghoff (1925), Dowgjallo (1931), Zeiger (1932) und Seipel (1934, 1948) einen vorwiegend parallelen Verlauf der Osteone zur Knochenlängsachse. Nur etwa ein Drittel der Haversschen Systeme weist eine verschieden starke Versetzung gegen die Längsachse auf. Die Ausrichtung der Osteone ist in der Mandibula weit weniger ausgeprägt als etwa im Femur (Lautenbach, 1979).

Bemerkenswert sind die Untersuchungen von Dempster und Enlow (1959) über den Verlauf der Blutgefäße in der Kompakta der Mandibula. Nach Anfüllung der Haversschen Kanäle mit Indischer Tusche gelang es ihnen, elf Systeme von Osteonzügen zu beschreiben, die im Verlauf weitgehende Ähnlichkeit mit dem der Spaltliniensysteme aufweisen.

Eine Besonderheit des Kieferknochens ist der Breccien- oder Schotterbau. Breccien nennt man in der Geologie Gesteine, die aus kantigen Trümmern bestehen, welche durch ein Bindemittel verkittet sind (Bargmann, 1977). Der Schotterbau der Mandibula äußert sich im Überwiegen der interstitiellen Lamellensysteme und im abnehmenden Osteoncharakter des Knochens. Als typisches Beispiel für einen Osteonknochen wäre der Humerus zu nennen. Die Schaltlamellen laufen in der Mandibula halbkreisförmig, leicht gewellt, dann wieder gradlinig, in manchen Gebieten auch parallel zur Knochenoberfläche (Lautenbach, 1979).

Abb. 11: Querschnitt der Unterkieferkompakta im Bereich des Foramen mentale (Lichtmikroskop): Typischer Breccien- oder Schotterbau, Interstitiallamellen überwiegen, Osteone treten zahlenmäßig zurück. (aus Lautenbach, 1979).

Nach Knese und Titschak (1962) wechselt die Osteondichte innerhalb eines Skelettstückes. Lautenbach (1979) konnte diese Aussage auch für den Unterkiefer geltend machen. Eine Zunahme der Flächendichte der Osteonquerschnitte vom Markraum zum Periost ist zu beobachten. Analog der Änderung der Flächendichte sind kleinere Osteone mehr zum Periost hin, größere dagegen mehr marknahe zu finden

(Knese, 1970). Bei allen untersuchten Unterkieferpräparaten Lautenbachs (1979) war die Osteondichte bezüglich der Längsachse in der Unterkiefermitte am größten.

Untersuchungen über Beziehungen von Steigungsfolge eines Osteonquerschnitts zur Osteongröße und auch solche zur Lage des Osteons im Skelettquerschnitt, wie sie Knese und Titschak (1962) für Extremitätenknochen durchführten, sind für den Unterkiefer bislang noch nicht erfolgt. Ähnliche Befunde, wie bei den Extremitätenknochen sind auch für die Mandibula zu erwarten.

Nach Knese (1979) finden sich die einzelnen Osteonformen (runde, ovale, asymmetrische, ...) mit unterschiedlicher Häufigkeit in den einzelnen Knochenstücken. Auffallend ist am Unterkiefer der große Anteil exzentrisch gebauter Osteone an der Gesamtosteonzahl (Zeiger, 1932). (siehe auch Abb. 7)

Innerhalb der Knochenquerschnitte liegt eine bestimmte Verteilung der Osteonformen vor, wobei asymmetrische Verteilungsschwerpunkte an den Flächen, Osteonschrägschnitte dagegen mehr an den Kanten haben (Auerbach, 1957, Knese und Titschak, 1962).

Die Struktur zweiter Ordnung als topographisch spezifische Zusammenlagerung der Lamellensysteme stellt sich ungewöhnlich verwickelt dar. Jedes Skelettstück besitzt in seinen verschiedenen Anteilen einen individuellen Bau, so auch der Unterkiefer. Die Erstellung eines Bauprinzips für die Struktur zweiter Ordnung ist nicht möglich (Knese et al., 1954; Knese, 1970, 1979).

2.4 Lamellensysteme der Mandibula (Struktur 3. Ordnung)

Das reife Knochengewebe des Menschen stellt ein lamelläres dar. Die Lamellen sind zu Systemen zusammengefügt, die im hierarchisch gegliederten Ordnungssystem des Knochens nach Knese (1954, 1970, 1979) die Stufe dritter Ordnung darstellen.

Lamellen umgeben als Spezial- oder Haverssche Lamellen Gefäßkanäle. So gebildete Osteone können den Lamellensystemen ohne architektonische Beziehung zu Gefäßen gegenübergestellt werden, die man als Tangentiallamellen bezeichnet. Tangentiallamellen umfassen die Schalt- oder Interstitiallamellen, die den Raum zwischen den Osteonen ausfüllen, und die Generallamellen, die am äußeren Umfang des Knochens und zur Markhöhle hin gelegen sind. Eine gewisse Sonderstellung nehmen die Lamellensysteme der Spongiosa ein (siehe auch 1.6).

2.4.1 Osteone

Die Vorstellung vom Osteon als ein gleichmäßig gestalteter Zylinder ist nicht richtig. Die Außenform der Osteone präsentiert sich im Gegenteil als sehr vielfältig. Eine Systematik von Osteonquerschnitten unter Berücksichtigung der Form wurde von Knese et al. (1954), Auerbach (1957) und Knese und Titschak (1962) angegeben (siehe Abb. 7, 8). Zeiger (1932) fällt bei den Osteonen des Unterkiefers die große Zahl der exzentrisch gebauten Osteone auf.

Untersuchungen, die Beziehungen von Steigungsfolge eines Osteonquerschnitts zur Osteongröße aufklären sollen, wie sie von Knese und Titschak (1962) für Osteone in den

Extremitätenknochen vorgenommen wurden, liegen für die Mandibula bislang noch nicht vor. Entsprechende Aussagen sind demnach nicht möglich.

Besondere Aufmerksamkeit schenkten seit jeher Autoren der innersten Osteonlamelle. Koelliker (1889) beschrieb den Faserverlauf der innersten Lamelle eines Haversschen Systems als sehr unregelmäßig mit stern-, wirbel-, fächer- und federartigen Figuren. Tomes und de Morgan (1853) sprachen von "einem Faserverlauf, der sich jeder Beschreibung entzieht".

Lautenbach (1969, 1971, 1979) hat die innerste Lamelle speziell der Osteone der Mandibula mit Hilfe des Rasterelektronenmikroskops untersucht. Nach Lautenbach gehen Fasern aus benachbarten Lamellen über in die den Kanal auskleidenden strangartigen Fasern, die spiralförmig das Lumen begrenzen. Diese Faserspiralen verlaufen teilweise parallel zueinander, kreuzen sich im spitzen Winkel und ragen leistenförmig in das Lumen. Trotz verschiedener Steigungen der Spiralen und Querverbindungen untereinander ist die Hauptrichtung des Faserverlaufs annähernd parallel zur Oberfläche. Das charakteristische Merkmal ist demnach der zirkuläre Faserverlauf mit nur geringem Steigungswinkel. Lautenbach (1979) beobachtet in kleineren Gebieten Strukturen, die sich deutlich in der Ausrichtung der Fasern von den beschriebenen unterscheiden.

Eine Schematisierung des Faserverlaufs für die Kanalinnenwand ist also nicht möglich. Es wird auch hier viele Variationen geben.

Völlig strukturlose Lamellen stellten sich bei den Untersuchungen Lautenbachs nicht dar. Der Autor konnte jedoch

beobachten, daß die Feinstruktur der Fasern, die Fibrillen, bei einigen Osteonen durch Auflagerung einer "amorphen", mineralisierten Substanz verdeckt wird, nicht aber die grobe Faserstruktur. Es wäre denkbar, daß in diesen Fällen die innersten Lamellen durch die Auflagerungen im konventionellen Mikroskop homogen erscheinen (Lautenbach, 1979). Koelliker (1886) hat solche homogene und glasartige Lamellen Haversscher Systeme angegeben.

Im Osteonquerbruch zeichnen sich die Osteonlamellen im Rasterelektronenmikroskop durch "perlenartig aneinandergereihte, höckerige Erhebungen, den Bruchenden der Fasern, ab, die den Kanal zirkulär umgeben" (Lautenbach, 1979) (siehe Abb. 12). Zwischen diesen einzelnen kettenartig angeordneten Höckern sind teilweise kleinere Abstände ausgespart. Wahrscheinlich handelt es sich dabei um Interlamellärräume mit organischen Einlagerungen. Der interlamelläre Raum ist fast so breit wie die Lamelle selbst und wird durch zahlreiche brückenartige Querfasern, die interlamellären Brücken, durchzogen, die benachbarte Lamellen verbinden. Die Stärke der Lamellen wird dabei von Langenbein (1977) und Lautenbach (1979) mit 4 - 6 μ angegeben. Bemerkenswert ist, daß die Lamellendicke selbst nicht variiert, während die Lamellen so dicht zusammenliegen können, daß teilweise die Faserskelette benachbarter Lamellen miteinander verschmelzen und die Interlamellärräume ganz verschwinden.

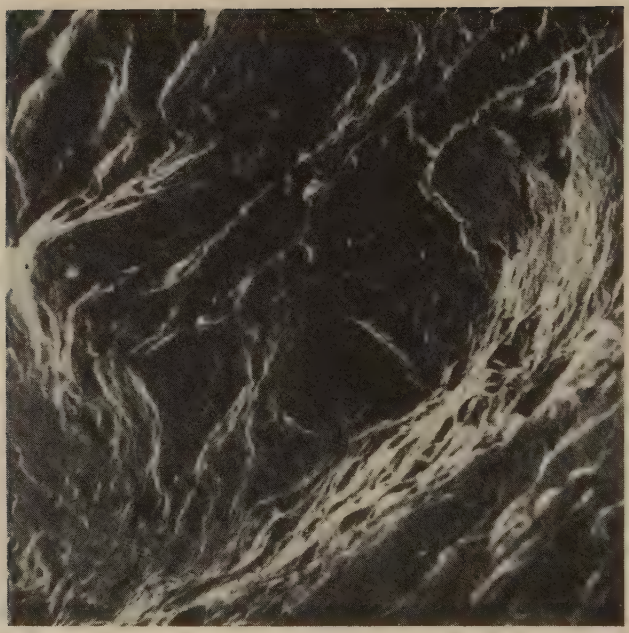


Abb. 12: Quergebrochenes Osteon der Unterkieferkompakta. Die perlenartig aufgereihten Höcker stellen die Bruchenden der Fasern einer Lamelle dar. Die Interlamellärräume sind mit organischem Material ausgefüllt.
57jähriger Mann, REM Vergr. 230 : 1
(aus Lautenbach, 1979)

2.4.2 Tangentiallamellen

Beim Breccienbau des menschlichen Unterkiefers tritt der Osteoncharakter des Knochens in den Hintergrund, während die interstitiellen Lamellensysteme dominieren. Sie über-

lappen sich, sind ineinandergeschoben, verzahnen sich und bilden eine äußerst dichte Knochensubstanz, die nur von den Knochenhöhlen der Osteozyten und deren zahlreichen Fortsätzen durchbrochen wird. Es hat den Anschein, als wären die Lamellensysteme ineinander verschachtelt und an ihren Berührungsflächen verschmolzen (Lautenbach, 1979). Die Schalt- oder Interstitiallamellen verlaufen "halbkreisförmig, leicht gewellt, dann wieder geradlinig, in manchen Gebieten auch prallel zur Knochenoberfläche" (Lautenbach, 1979).

Die äußeren Grund- oder Generallamellen zeigen einen weitgehend oberflächenparallelen Verlauf (Knese, 1954; Lautenbach, 1971). Beim Unterkiefer findet man im basalen Anteil der Kompaktaschicht sehr dicke und besonders gut ausgeprägte Generallamellen, die sich tafelartig übereinanderschieben (Lautenbach, 1979) (siehe Abb. 13). Sie laufen in einem schmalen Saum aus (Lautenbach, 1972).

2.4.3 Lamellenverbände der Spongiosa

Osteone kommen in der Substantia spongiosa der Mandibula nur selten (Heuck, 1979; Lautenbach, 1979) oder gar nicht vor (Bargmann, 1977). Nach Bargmann finden sich allerdings, ähnlich den Osteonen, zusammenhängende zirkuläre Lamellensysteme, die annähernd ovoide oder kugelige markerfüllte Räume umschließen.

Die bälkchen-, röhrchen-, lamellen- und plättchenförmigen Spongiosaelemente werden von Lamellen aufgebaut, die vorwiegend zueinander in paralleler Anordnung zu finden sind (Heuck, 1979). Durch die Aufspaltung, das Konfluieren mit benachbarten, Richtungswechsel und Übergang in andere

Abb. 13: Unterkieferkompakta: Längsbruch
Tafelartig übereinandergeschobene Generallamellen.
45jähriger Mann; partiell bezahnt; REM Vergr. 30 : 1
(aus Lautenbach, 1979)

liefern die Lamellen vielseitige Bilder, so daß eine morphologische Systematik mehr oder minder aussichtslos erscheint.

2.5 Lamellen der Mandibula (Struktur 4. Ordnung)

Die erste Stufe der Zusammenfügung von Kollagenfibrillen mit ihrem "Mantel" organischer und anorganischer Substanzen wird als Lamelle bezeichnet (Knese, 1954, 1970, 1979).

Aufgrund licht- und polarisationsoptischer Beobachtungen sah die Mehrzahl der Autoren (v. Ebner, 1875; Weidenreich, 1930; Rouiller et al., 1951; Robinson und Watson, 1952; Knese et al., 1954; Knese und v. Harnack, 1962) die Lamelle als mattenartiges Geflecht der Kollagenfibrillen. Das angenommene mattenartige Geflecht der Fibrillen konnte mit Hilfe des Elektronenmikroskops nachgewiesen werden (Robonson und Watson, 1952; Knese und v. Harnack, 1962) (siehe Abb. 6). Die einzelnen kollagenen Fibrillen lagern sich zu verschieden dicken Bündeln zusammen. Aus diesen Bündeln scheren Fibrillen während des Verlaufs einzeln oder zu mehreren aus, bilden mit Fibrillen benachbarter Bündel neue Fasern, unter- oder überkreuzen andere Fibrillen, treten aus der Verlaufsebene heraus und konfluieren mit benachbarten Lamellen. Bisweilen kann in diesem Geflecht eine Faserrichtung dominieren, wobei aber zusätzlich stets Fasern mit unterschiedlicher Verlaufsrichtung vorhanden sind (Knese et al., 1954). Es gibt keine Fasern, die auf längeren Strecken zu verfolgen sind (Lautenbach, 1979). Dadurch, daß die Aufzweigung der Fibrillenbündel immer spitzwinklig erfolgt, zeichnet sich in kleineren Gebieten eine Hauptrichtung der Fibrillenzüge heraus (siehe Abb. 14, linke Bildseite). Im Gegensatz zur Auf-

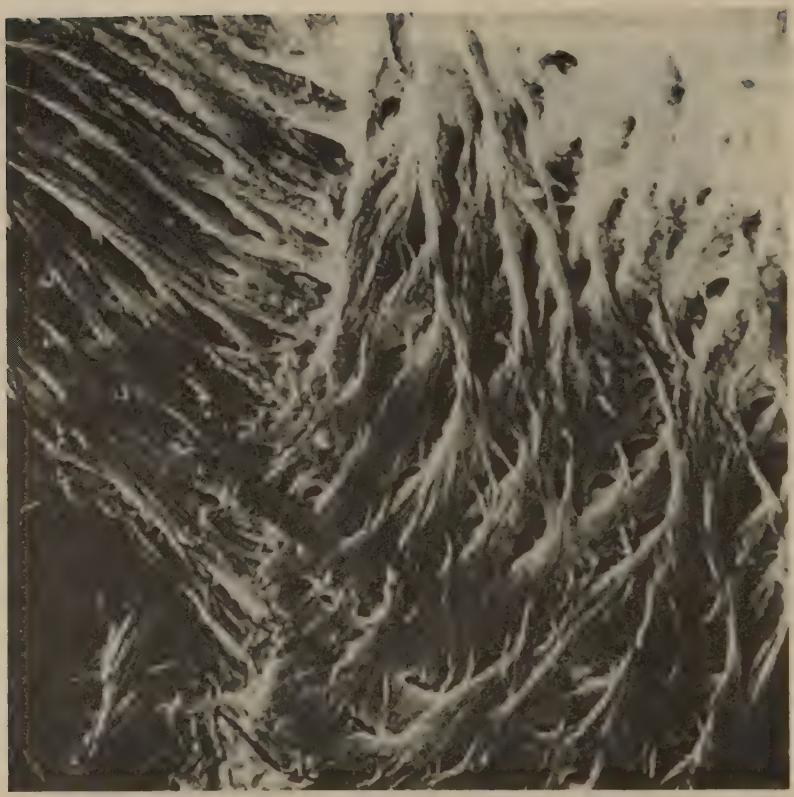


Abb. 14: Unterkieferkompakta: Mattenartige Geflechte. Auf der rechten Bildseite tritt der netzartige Charakter in den Vordergrund, links die strangartigen Strukturen. 57jähriger Mann, zahnlos; REM Vergr. 2800 : 1 (aus Lautenbach, 1979)

splitterung der Fibrillenbündel in der Hauptrichtung, wo meist mehrere Fibrillen gemeinsam spitzwinklig ausscheren, sind es nur einzelne Fibrillen, die in benachbarte Fasern

in stumpfem Winkel eintreten und somit Querverbindungen des Maschenwerks darstellen (Lautenbach, 1979).

Bei schwachen Vergrößerungsbereichen erscheinen die Fibrillenbündel, wenn eine Richtung stark dominiert, als parallelverlaufende Fasern, und es ist nicht ersichtlich, daß die Bündel ständig von neuen in sie einstrahlenden Fibrillen gebildet werden (Lautenbach, 1979).

Wird die Hauptrichtung der abzweigenden Fibrillen nur wenig geändert, so entsteht der Eindruck eines Netzes, das nur in der Länge gespannt ist und dessen Maschen in der Breite durch den Zug so stark aneinander gepreßt sind, daß keine Hohlräume mehr zu sehen sind (siehe Abb. 14, links oben). Das Maschenwerk scheint nur in der Länge gespannt zu sein und eine Richtung wird im Verlauf stark betont. Rechts in Abb. 14 ist das Geflecht in die Breite gezogen und so tritt der Netzcharakter in den Vordergrund (Lautenbach, 1974).

Die Lamellen sind wie die Osteone keine abgrenzbaren Gebilde. Sie spalten sich auf, konfluieren mit benachbarten, wechseln ihre Richtung und gehen in andere Lamellensysteme über. So entstehen durch die wechselnden Faserstrukturen in einer Lamelle und durch die verschiedenen Neigungswinkel der Lamellenflächen bewegte und vielseitige Bilder.

2.6 Strukturen 5. und 6. Ordnung

Für die Strukturen der Mandibula im Bereich der fünften und sechsten Ordnung trifft das in Abschnitt 1.4 Gesagte zu.

2.7 Zusammenfassung

Im Knochengewebe der Mandibula sind die Komponenten, Fibrillen und Kristalle, unter Einbeziehung der Gefäßkanäle in einem differenzierten Gefüge angeordnet.

Grundlegende Formelemente sind dabei die kollagenen Fibrillen, ihre überall in Erscheinung tretenden Verflechtungen und "mantelartige" Verkalkung, weiterhin die Bildung von Lamellen und Lamellensystemen.

Die große Mannigfaltigkeit des lamellären Knochenbaus der Mandibula zeigt sich in dem sich immer wieder abändernden Maschenwerk der kollagenen Fasern, dem ständigen Richtungswechsel der Fasern, den verschiedenartigen Verbindungen in den Lamellensystemen und zuletzt im Verhältnis von Schalt- und Haversschen Lamellensystemen und Kompakta-Spongiosa-Verteilung.

Eine Besonderheit der Mandibula ist der Breccien- oder Schotterbau. Die interstitiellen Lamellensysteme überwiegen und bestimmen das Bild. Der Osteoncharakter tritt zurück. Die Osteondichte wechselt, wobei die meisten Osteone in der Unterkiefermitte zu finden sind.
Rückblickend sei gesagt, daß der Aufbau des Unterkieferknochens in all seinen Ordnungsstufen sehr vielseitig und lebendig ist und sich nicht schematisieren läßt.

3. Strukturbildung durch Knochenumbau

3.1 Einleitung

Das Knochengewebe erfährt während des ganzen Lebens durch Umbauvorgänge eine ständige Erneuerung (Weidenreich, 1930; Petersen, 1930; Knese et al., 1954; Knese, 1958, 1970, Bélanger, 1971; Bargmann, 1977). Neben den Gonaden weist kein Gewebsverband des menschlichen Körpers eine so hohe Umbau- und Neubildungsrate auf wie das Organ Knochen.

Während der Phasen von Bildung, Wachstum und Reifung eines Knochens erfolgt eine Transformation der Strukturen. Den Lebensvorgängen des Knochengewebes liegt zunächst maßgeblich die biologische Aktivität der Zellen zugrunde.

3.2 Bedeutung der Zellen

3.2.1 Osteoklasten

Die Hypothese von dem Antagonismus Apposition durch Osteoblasten und Resorption durch Osteoklasten als Mechanismus des Umbaus des Knochengewebes geht auf Koelliker (1873) zurück. Koelliker (1873) hat für die Riesenzellen von sehr unterschiedlicher Gestalt mit einer wechselnd großen Kernzahl den Namen "Osteoklasten" geprägt und aus deren Vorhandensein auf eine Resorption von Knochengewebe geschlossen.

Die Osteoklastenlehre wurde von vielen Autoren als Dogma übernommen, z.T. aber auch scharf abgelehnt. Nach Arey (1920) verhinderte "the prestige of their originator" eine unvoreingenommene Untersuchung der Osteoklasten. Knese (1957) bezeichnet die Namensgebung als verhängnisvoll.

Die Tätigkeitsform der Osteoklasten stellte man sich zunächst rein mechanisch vor, d.h. sie sollten den Knochen auffressen. Im Zusammenhang mit der Freßtätigkeit wurde an echte Phagozytose gedacht, die aber lichtmikroskopisch nicht oder nicht sicher nachgewiesen werden konnte. Da Osteoklasten an vielen Orten erheblicher Umgestaltungen des Knochengewebes fehlen oder ungewöhnlich selten sind, dachte man an eine lakunäre Resorption durch Osteozyten (Pommer, 1881; Kaufmann, 1907; Jaffe, 1930) oder an eine glatte Resorption (Busch, 1877) bzw. eine heimliche Substitution des Knochengewebes (Barth, 1895; Haines, 1933).

An den Oberflächen der Osteoklasten gegenüber dem Knochengewebe befindet sich ein sog. Bürstensaum (Koelliker, 1873; Arex, 1920; Jaffe, 1930). Dieser fehlt an frei liegenden Osteoklasten. Pommer bringt den Bürstensaum mit der Auflösung der Knochensubstanz in Verbindung. Elektronenoptisch erwies sich, daß in dem bei den einzelnen Riesenzellen sehr unterschiedlich gestalteten Kontaktbereich mit der Interzellularsubstanz die Mineraldepots stark aufgelockert sind (Holtrop et al., 1974). Zwischen den Falten des Bürstensaums liegen Nadeln in Gruppen oder einzeln und sind in peripheren Vesikeln der Zelle wiederzufinden (Cameron und Robinson, 1958; Knese und Knoop, 1961; Dudley und Spiro, 1961). Nach Knese (1979) fungieren die Riesenzellen als "Mineraloklasten".

Nur wenige Beobachtungen an Riesenzellen sprechen für ihre "Potenz" zum Abbau von Kollagen. Knese (1963) konnte Riesenzellen mit "warzenförmigen Ausstülpungen" in Kontakt mit Kollagenfibrillen beobachten. Der Fibrillendurchmesser ist in Zellnähe geringer als in größerem Abstand, so daß an einen Fibrillenabbau zu denken ist. Die Resorption von organischen Komponenten durch Riesenzellen in Implantaten

wiesen Irving und Handelmann (1963) nach. Kriese (1972) konnte feine Fibrillen vom Extrazellularraum bis in die Zelle hinein verfolgen.

Bei der Resorption von Knochengewebe werden also zuerst die Mineralien, dann die Knochenfibrillen abgebaut. Knese (1979) nimmt an, daß zunächst eine Zelle als "Mineraloklast" und anschließend, unter Änderung ihrer Struktur, als "Kollagenoklast" tätig ist. Übergangsstadien zwischen beiden Tätigkeitsformen wurden beobachtet (Knese, 1972). Die variable Struktur der Osteoklasten (Pommer, 1881; Koelliker, 1889) ließ ebenfalls vermuten, daß verschiedene Formen von Riesenzellen zu unterscheiden sind (Arey, 1920; Knese, 1957).

3.2.2 Osteoblasten

Die Tätigkeit der Osteoblasten besteht in der Bildung von Stoffen und deren Abgabe an die Interzellularsubstanz. Osteoblasten zeigen histochemisch eine starke Basophilie, die auf dem Vorhandensein von Ribonucleinsäuren (Follies, 1951) beruht. Das endoplasmatische Retikulum ist in Osteoblasten stark ausgebildet und entspricht dem Umfange nach etwa dem der Pankreaszellen. Ribonucleinsäuren und endoplasmatisches Retikulum stehen mit der Proteinsynthese in engem Zusammenhang (Brachet, 1950). Bei den Osteoblasten überwiegt die Synthese von Skleroproteinen, die in der Verknöcherungsfront von den Zellen abgegeben werden und dann als Fibrillen des präossalen Gewebes erscheinen (Knese und Knoop, 1958). Daneben ist es gesichert, daß Osteoblasten Vorstufen der nicht fibrillären Anteile der Interzellularsubstanz in Form von Protein-Polysaccharid-Komplexen bilden (Knese, 1970).

Neuere Forschungsergebnisse lassen vermuten, daß die Osteoblasten auch in der Lage sind, die Bausteine der Kollagene und Proteoglycane abzubauen (Lindner, 1974).

3.2.3 Osteozyten

Ältere Autoren berichten von einer Aktivität der Osteozyten, die u.a. zu einer Formänderung der Lakunen führt (Müller, 1858; Koelliker, 1873). Später waren einige Autoren der Meinung, über die Funktion der Osteozyten seien keine Aussagen möglich (Pritchard, 1956; Hancox, 1956). Während eine lytische Aktivität der Osteozyten seit längerem angenommen wird (Jaffe, 1930; Brash, 1934; Glätti, 1947; Tonna, 1960; Walker, 1961; Fullmer et al., 1964), wurde erst in neuerer Zeit von einer synthetischen Aktivität der Zellen berichtet.

Nach Knese (1970, 1979) zeigen jugendliche Osteozyten eine synthetische Aktivität. Die Nukleolen, die Zytoplasmabasophile, das granuläre Retikulum, die Ablagerung von Aminosäuren und das Enzymmuster sprechen für einen Stoffwechsel der jungen Osteozyten, der sich nur graduell von jenem der Osteoblasten unterscheidet (Knese, 1979). Der Osteozyt sollte Vorstufen der nicht fibrillären Interzellularsubstanz in Form von Protein-Polysaccharid-Komplexen bilden, die als Granula erscheinen können (Lipp, 1954). Die Erscheinung, daß dünne Kollagenfibrillen in der unmittelbaren Nähe von Osteozyten in dickere übergehen, weist auf die synthetische Aktivität der Osteozyten hin (Knese und v. Harnack, 1962). Durch Untersuchungen von Knochenfragmenten (Peck und Dirksen, 1966) konnte man die Bildung von Kollagen durch Osteozyten nachweisen.

Für eine Beteiligung der Osteozyten am Mineralstoffwechsel spricht eine Reihe von Befunden. So ist der Gehalt der Osteozyten an Kalzium 10 - 50 mal größer als in Zellen der Weichgewebe (Nichols et al., 1971). Mikroradiographisch überschreitet der Grad der Mineralisation an der Oberfläche der Osteozyten und Kanälchen die der angrenzenden Gewebe bei weitem (Jowsey et al., 1964).

Über die Osteolyse bzw. Resorption von Interzellularsubstanz durch Osteozyten wurde an Hand mikroradiographischer Befunde (Bélanger et al., 1963; Heuck 1966, 1967, 1968, 1969, 1970; u.a.) und solcher mit der Tetracyclin-Fluoreszenz (Harris et al., 1962; Hulth und Olerud, 1962; Baud und Dupont, 1965; Vittali, 1966) berichtet. Die Angaben über die Zytologie resorbierender Osteozyten sind recht widersprüchlich. Der Abbau der Interzellularsubstanz erfordert bestimmte Enzymsysteme. Die Tatsache, daß diese Enzyme nicht nur in Osteoklasten, sondern auch in Osteozyten vorhanden sind, kann ebenfalls als Hinweis darauf gelten, daß die Osteozyten zur Resorption von Interzellularsubstanz fähig sind (Knese, 1979).

3.3 Steuerung der Umbauvorgänge

Wenn sich auch im obigen Abschnitt die Hypothese Koellikers (1873) von dem Antagonismus Apposition durch Osteoblasten und Resorption durch Osteoklasten als mehr oder minder überholt erwies, so muß man doch auf Grund der synthetischen und lytischen Leistungen der einzelnen Zellen den Mechanismus des physiologischen Knochenumbaus in Anbau einerseits und Abbau andererseits erblicken.

Einen richtungsgebenden Einfluß auf die Lebensvorgänge in der Tela ossea und die Zelldynamik haben Hormone und Vitamine

(Albright und Reifenstein, 1948; Reifenstein, 1956, 1957). Sie steuern den Knochenumbau. Der Einfluß der Parathormone auf die Strukturbildung wurde vielfach diskutiert, da dieses Hormon Knochenzellen angreift (Parfitt, 1976). Der Antagonist des Parathormons, das Kalzitonin, verlangsamt oder hemmt die Knochenresorption und den Abbau durch direkte Wirkung auf die Knochenzellen (Olah, 1969; Zichner, 1970). Auf der Wechselwirkung von Parathomron und Thyreokalzitonin beruht die Regulation des Kalziumstoffwechsels und des Knochenumbaus (Albright und Reifenstein 1948, Copp et al., 1962; Ziegler et al., 1968; Olah et al., 1970; Nordin, 1976). Die Hormonwirkung ist altersabhängig und im wachsenden Skelett sowie bei Systemerkrankungen wesentlich deutlicher erkennbar als im gesunden Knochen des Erwachsenen. Den Geschlechtshormonen sowie Steroidhormonen kommen ebenso wie dem Wachstumshormon der Hypophyse eine besondere, im zellulären Mechanismus noch nicht bekannte Bedeutung für die Transformation des Knochens zu.

Eine Stimulierung der Knochenbildung wird durch physiologische Gaben von Vitamin D erreicht, während Vitamin A die Knochengewebsresorption beeinflußt. Durch Veränderungen der Ionenkonzentration im Gewebsmilieu und durch Veränderungen im Kalzium- und Phosphatstoffwechsel wird der Umbau beeinflußt (Heuck, 1979).

Verschiedentlich wurden Zirkulationsveränderungen des Gefäßsystems und ihre Folgen für die Steuerung des Gewebsumbaus verantwortlich gemacht (Häupl, 1959; Pommer 1925). Die funktionellen Zusammenhänge zwischen Knochenumbau und Knochendurchblutung sind allerdings noch weitgehend ungeklärt (Heuck, 1979).

Nach bisher vorliegenden Kenntnissen werden Form und

Struktur der einzelnen Skelettstücke auch durch zahlreiche genetische Faktoren mitbestimmt (Schinz, 1924; Wiedemann, 1964; Spranger et al., 1974).

Es ist schlechthin bekannt, daß ein Ausfall der Funktion im Bereich des Knochens strukturauflockernd wirkt, so daß nach längerer Ruhigstellung oder Bettruhe ein Verlust an Knochengewebssubstanz eintritt und auch röntgenologisch nachgewiesen werden kann. Bei weitestgehender Ruhigstellung einer Extremität, insbesondere nach Lähmungen, wie z.B. infolge einer Poliomyelitis, kommt neben einer Hypoplasie der Knochen im Bereich der betroffenen Extremität auch eine Strukturveränderung mit Anpassung der Spongiosaarchitektur an die geänderten äußeren Bedingungen zustande. Die Grundzüge der Strukturen bleiben denen der gesunden Extremität allerdings ähnlich. Diesen Vorgang kann man als "Inaktivitätsatrophie" bezeichnen. Damit wird ausgedrückt, daß die statische und dynamische Beanspruchung der Knochen durch die zugrundeliegende Erkrankung herabgesetzt ist und daraus die veränderte Größe, Form und Struktur des Knochens resultieren. Eine Hypertrophie der Knochen infolge stärkerer mechanischer Belastung findet sich nicht selten bei körperlich schwer arbeitenden Menschen. Man darf also zurecht von einer "funktionellen Anpassung" des Knochens sprechen.

Für die bei der Anpassung des Knochens an eine veränderte Belastungssituation erfolgenden Umbauvorgänge der Tela ossea haben Mikroströme und Potentialdifferenzen Bedeutung erlangt (Becker et al., 1964, Frost et al., 1964; Basset, 1966, 1968, 1971; Gjelsvik, 1973). Die elektrischen Potentiale entstehen durch mechanische Energie im Sinn der Piezoelektrizität. Yasuda (1954) hat die piezoelektrischen Eigenschaften des Knochens durch Verbiegung und Druck-

wirkung nachgewiesen. Die unter Kompression stehenden Knochenbezirke werden elektronegativ, die unter Zugspannung stehenden Bereiche elektropositiv polarisiert, wobei die Amplitude des elektrischen Potentials von der Größe der Belastung, die Art der Polarisierung von der Richtung der einwirkenden Kraft abhängt (Basset und Becker, 1962). Als Folge der Potentialdifferenzen kommt es zu einer zellulären Antwort der Tela ossea in Form von Anbau bzw. Abbau.

In neuerer Zeit ist sogar ohne mechanische Belastung eine Beschleunigung der Osteoneogenese nach Knochenbrüchen durch Anlegen elektrischer Felder erzielt worden (Weigert, 1973).

Potentialdifferenzen, hervorgerufen durch mechanische Energie, Zirkulationsveränderungen des Gefäßsystems, Hormone und Vitamine sowie genetische Faktoren beeinflussen sich bei ihrer Wirkung auf Umbauvorgänge im Knochen untereinander. Es scheint deshalb sinnvoll, von einem "Multi-Faktoren-System" zu sprechen, das für die Steuerung der Umbauvorgänge der Tela ossea verantwortlich ist. Man kann nicht ausschließen, daß auch bisher unbekannte oder nicht beachtete Faktoren von Bedeutung sind. Man kann sogar sagen, daß letztere postuliert werden müssen.

Wenn auch die gesamte für den Knochenumbau verantwortliche Parameterzahl bzw. Funktionskette noch nicht vollständig aufgeklärt ist, so erscheint mir doch die Existenz des piezoelektrischen Effektes beim Knochen als möglicherweise funktionssteuernd in Bezug auf die Ionenverteilung im Knochengewebe. Dieser Zusammenhang legt deshalb, wenn auch alle Einzelheiten des Stoffwechsels im Knochen nicht bekannt sind, die Möglichkeit der Wachstums- und Umbaubeeinflussung am Knochen mit erzwungener elektrischer Polarisation nahe.

3.4 Zusammenfassung

Für die Strukturbildung des Knochens sind Umbauvorgänge von entscheidender Bedeutung. Die Hypothese Koellikers (1873) von dem Antagonimus Apposition durch Osteoblasten und Resorption durch Osteoklasten als Mechanismus des Umbaus erweist sich als bedingt richtig. In neuerer Zeit werden auch Osteoblasten und Osteozyten resorptive Eigenschaften zugeschrieben. Neben den Osteoblasten vermögen bedingt auch Osteozyten "Material" bereitzustellen. Die Resorption von Knochen ist nicht unbedingt mit der Gegenwart von Osteoklasten verbunden. Die Steuerung des Knochenumbaus soll durch genetische, hormonelle, nutritive, hämodynamische und piezoelektrische Faktoren erfolgen, die im Sinne eines "Multi-Faktoren-Systems" aufzufassen sind. Besonders die Potentialdifferenzen im Knochen, hervorgerufen durch mechanische Energie infolge einer veränderten Belastungssituation, haben dabei Bedeutung erlangt.

4. Die Knochenstruktur unter funktionellen Gesichtspunkten

4.1 Einleitung

Das Skelett ist als inneres Stützgerüst der Wirbeltiere für die Erhaltung der Körperform verantwortlich und steht in engem Zusammenhang mit Größe, Gestalt und Proportionen des einzelnen Lebewesens. Das Knochengewebe bildet gemeinsam mit dem entwicklungsgeschichtlich und strukturell verwandten Dentin die Gruppe der mesodermalen Hartsubstanzen und stellt das höchst differenzierte Stützgewebe dar (Bargmann, 1977).

Beim Einzelindividuum sind die Knochen in einer genetisch präformierten, sinnvollen Ordnung zusammengefügt (Goerttler, 1958). Durch die Verbindung der Knochen in Gelenken dient das Skelett zusammen mit der Muskulatur, den Sehnen und Bändern als Bewegungsapparat des Organismus. Eine wesentliche Funktion des Knochens besteht offensichtlich in einer "Widerstandsleistung gegen mechanische Beanspruchung" (Kummer, 1962).

Darüber hinaus ist der Knochen ein Organ, das als Mineraldepot entscheidend an der Homöostase des Kalzium- und Phosphatstoffwechsels beteiligt ist. Die Wechselbeziehungen des Knochengewebes als "Kalziumpool" (Heuck, 1979), mit der Gewebeflüssigkeit und dem Blutplasma werden unserem heutigen Wissen nach durch das Parathormon der Epithelkörperchen und seinen Antagonisten, das Kalzitonin der Schilddrüse, durch das Wachstumshormon der Hypophyse und durch die Geschlechtshormone gesteuert (Bargmann, 1977).

Mit dem Markgewebe dient der Knochen dem Blutersatz (Heuck, 1979).

4.2 Was bedeutet "funktionelle Struktur"?

Organe werden im allgemeinen als zweckmäßig gelagert, geformt und durchgegliedert betrachtet. Sie sollen im Groben wie im Feinen ihrer Funktion angepaßt sein (Motsch, 1965).

Auf den Knochen angewandt heißt das, die Struktur des Knochens soll der Funktion angepaßt sein. Unter Funktion muß dabei die "Widerstandsleistung gegen mechanische Beanspruchung" (Kummer, 1962), die mechanische Funktion also, verstanden werden.

Jeder Versuch einer sog. funktionellen Deutung der Knochenstruktur muß danach trachten, Form und Struktur mit der Leistung, die allgemein nicht sehr glücklich als Funktion bezeichnet wird, zu vergleichen (Knese, 1970). Die funktionelle Deutung der Struktur ist deshalb der Vergleich der vektoriellen Baustatik des Knochens mit der anatomischen Struktur des Knochens.

Eine Struktur kann als funktionell bezeichnet werden, wenn eine klare Beziehung zwischen anatomischer Struktur und ihrer mechanischen Leistung ersichtlich ist (Petersen, 1930; Knese, 1970).

4.3 Kompakta-Spongiosa-Verteilung (Struktur 1. Ordnung) unter funktionellen Aspekten

4.3.1 Lehrmeinungen und Ansichten über die Kompakta-Spongiosa-Verteilung

Etwa um die Mitte des vorigen Jahrhunderts wurde eine gewisse Regelmäßigkeit in der Architektur der Spongiosa erkannt und man diskutierte ihre Bedeutung für die mechanische Funktion (Bourgery, 1832; Ward, 1838; Wyman, 1849; Engel, 1851; Humphry, 1858). Besondere Aufmerksamkeit fand dabei die Form und Struktur des coxalen Femurendes.

Als erster interpretierte Bourgery (1832) die Spongiosabälkchen im Gelenkkopf des Femur als mechanisch-statische Anordnung und bereits 1838 verglich Ward das Femur ["der vollkommenste Knochen des menschlichen Skeletts"] mit dem verstrebten Träger einer Straßenlampe.

An Darstellungen der Spongiosaarchitektur zeigte Wyman (1849) erstmalig, daß sich die Spongiosabälkchen als "studs" [Druckstützen] und "braces" [Zugspannten] überall unter rechtem Winkel kreuzen. 1851 sprach der Prager Anatom Engel sogar von einer "Architektonik" des Knochens, von "senkrechten Strebepfeilern" und "schrägen Widerlagern".

Der Ingenieur Culmann entwickelte 1866 eine zeichnerische Methode zur Bestimmung von Spannungsverläufen in belasteten Körpern und schuf den Begriff "Spannungstrajektorien", Linienzüge, die an jeder Stelle des belasteten Körpers die Richtung der Spannungen angeben. Der Spannungsqualität entsprechend unterschied er Druck-, Zug- und Schubtrajektorien. Meyer (1867) erkannte die Übereinstimmung der Spongiosastruktur mit den Druck- und Zugtrajektorien eines von

Culmanns Schüler Haslacher nachgebildeten Modells des coxalen Femurendes und begründete seine Auffassung von der trajektoriellen Struktur der Spongiosa. Das war der Beginn der funktionell-statischen Betrachtung der Knochenarchitektur.

Aufbauend auf dieser Trajektorientheorie entwickelte Wolff (1892) sein "Transformationsgesetz". Es besagt, daß der Knochen bei Änderung der Form oder Funktion eine den neuen Verhältnissen angepaßte Spongiosastruktur auszubilden vermag.

Die Arbeiten von Wolff bildeten für Roux (1895) eine der Grundlagen seiner Theorie der "funktionellen Anpassung". Er verstand darunter die Fähigkeit des Knochens, sich neuen statischen Bedingungen derart anzupassen, daß zweckmäßige, der neuen Funktionsweise entsprechende Strukturen und Gestalten entstehen. Der Umbau des Organs, der schließlich zum Zustand des Angepaßtseins führt, werde durch seine spezifische, adäquate Funktion eingeleitet und derart gesteuert, daß ein Maximum an Leistung mit einer möglichst geringen Organmasse erreicht werde (Maximum-Minimum-Gesetz, 1912). Der Knochen besitze die Fähigkeit, je nach Beanspruchungsgröße örtlich mit Aktivitätshypertrophie oder Inaktivitätsatrophie zu reagieren. Auch die trajektorielle Ausrichtung der Spongiosa sei auf diese Weise zu erklären (Roux, 1911).

Gegen die Lehre der funktionellen Anpassung wurden zahlreiche Einwände erhoben (Koch, 1917; Jansen, 1918; Triepel, 1922; Murray, 1936). So behauptete Triepel (1922), daß die Spongiosaelemente keine "insubstantierten Spannungstrajektorien" darstellen. Ihre erste Bildung werde nicht durch die Einwirkung äußerer Kräfte veranlaßt, doch

ständen mechanische Spannungen, die in ihnen auftreten, in kausaler Beziehung zu ihrem Aus- und Umbau. Nach Triepel (1922) ist die Spongiosaarchitektur in erster Linie von der äußeren Knochenform abhängig.

Trotz schwerwiegender Kritik fand die Lehre von der funktionellen Anpassung die Anerkennung namhafter Autoren (Gebhardt, 1901, 1903, 1910; Benninghoff, 1925, 1927, 1930, 1931, Küntscher, 1935).

Pauwels (1948 - 1965) gelang es, die Biomechanik neu zu fundieren. Nach seinen Vorstellungen hängen An- und Abbau von Knochensubstanz allein von der lokalen Beanspruchungsgröße und nicht von der Art oder Richtung der Beanspruchung ab. Eine Gegenüberstellung der Verteilung der Knochensubstanzmenge mit der Größenverteilung der Beanspruchung zeigt, daß beide einander entsprechen. Folglich sind nach dieser Auffassung die Spannungsgrößen im Knochen überall in etwa gleich, im entsprechend belasteten homogenen Vergleichskörper dagegen der Substanzmenge proportional. Der Knochen wäre demnach im technischen Sinn ein Körper gleicher Festigkeit.

Um mit größter Materialersparnis und somit ökonomisch zu bauen, sind die Biegebeanspruchungen, die gegenüber der axialen Druck- und Zugbeanspruchung besonders materialgefährdend sind, so klein wie möglich zu halten (Pauwels, 1955).

Die gestaltende Wirkung dieses Hauptbauprinzips analysierten Pauwels (1955) und Kummer (1962) wie folgt: Aktivitätshypertrophie besteht nur bis zu einer gewissen Erträglichkeitsgrenze der Spannungen. Oberhalb dieser Spannungsgröße schlägt der Anbau in Abbau um. Entsprechend ist auch die

Inaktivitätsatrophie begrenzt. Das Ausmaß der Reaktionsmöglichkeit des Knochens auf unterschiedliche Beanspruchungsgrößen ist folglich durch zwei Grenzwerte eingeschränkt. Zwischen diesen Grenzen liegt nach Pauwels (1955) eine Sollgröße, bei der An- und Abbau sich die Waage halten, der Knochen sich also im "Fließgleichgewicht" befindet.

Kummer (1962) vergleicht diese Knochenreaktion mit der Funktionsweise eines Reglersystems, dessen konstant zu haltende Regelgröße die Spannung, dessen veränderliche Störgröße die Beanspruchung ist. Erhöhte mechanische Spangungen führen zu Gewebshypertrophie, wobei nach erfolgter zusätzlicher Gewebsneubildung die mechanischen Spannungen bei gleichgebliebener Belastung wieder absinken. Bei Unterschreitung des Sollwerts führt diese Eigenschaft zu Knochenabbau. Durch wechselnden An- und Abbau pendelt sich die Spannung allmählich auf die Sollgröße ein, bei der sich der Knochen im "Fließgleichgewicht" befindet.

Wird dieser Mechanismus der Knochenreaktion zugrunde gelegt, so muß zwangsläufig eine funktionelle Anpassung sowohl der Gesamtgestalt als auch der Struktur des knöchernen Skelettes zustandekommen.

Die als Ausgangsmaterial angenommenen ungeordneten Spongiosaelemente erfahren bei zufälliger Lage der an ihnen angreifenden Teilkräfte größtenteils eine Biegebeanspruchung. Diese hat zur Folge, daß sich die Spannungen über dem Quer- und Längsschnitt gleichmäßig verteilen. An Stellen, an denen die mechanischen Spannungen die Sollgröße überschreiten, kommt es zur Hypertrophie, solange bis diese Spannungen kleiner werden als der Sollwert; dann wird Knochenmaterial wieder abgebaut. Die neue Materialverteilung hat eine Veränderung der Spannungsverteilung

und somit einen weiteren Umbau zur Folge. Diese Vorgänge werden erst dann eingestellt, wenn sämtliche unphysiologischen Biegemomente ausgeschaltet sind, die Spongiosaelemente also rein axial auf Druck oder Zug beansprucht werden. Die resultierenden Spannungen sind dann über dem Quer- und Längsschnitt der Elemente gleichmäßig verteilt. Das Ergebnis [die biologisch-anatomische Antwort] dieser axialen Beanspruchungen der Spongiosaelemente ist zwangsläufig ein trajektorielles Fachwerk, dessen Stäbe die gleiche Ausrichtung haben wie die Spannungstrajektorien in einem entsprechend belasteten homogenen Vergleichsmodell. In Verteilung und Dichte der Elemente entspricht es der Größenverteilung der Beanspruchung. Die mechanische Bedeutung der Spongiosaarchitektur findet also ihre Begründung in dem biegungsfreien Fachwerk, das mit größtmöglicher Ersparnis und somit einem Maximum an Ökonomie gebaut ist. Ein orthogonales System der Spongiosa ist aber nur dort zu erwarten, wo ein einheitliches Spannungssystem auftritt. Ist die koordinierte Muskeltätigkeit variabel, so kann auch das Spannungssystem erheblich wechseln und scheinbar irreguläre Spongiosaarchitekturen die Folge sein.

Knochen, die mit großem Materialaufwand gebaut sind, brauchen keine trajektoriell ausgerichtete Spongiosa aufzuweisen. Nach Pauwels (1948) ist die trajektorielle Anordnung nur als Begleiterscheinung des Hauptbauprinzips zu betrachten und kann bei voller Biegungsfreiheit an manchen Stellen fehlen.

Knese (1958) zeigte, daß die Spongiosa nach dem Prinzip eines "mehrfachen Verbundbaues" unter Mitwirkung von Flüssigkeit ausgerichtet sei, erkennt aber eine "im wesentlichen trajektorielle Zusammenfügung der Verbundpartner" an, wobei aus Materialgründen durchaus "verbundgemäße Abweichungen von den Trajektorien vorhanden sein können".

Schließlich bezeichnet der Autor die Spongiosaarchitektur als "quasitrajektorielle Struktur", ein Ausdruck, der die Inhomogenität, Anisotropie und die faserige Textur des Knochengewebes berücksichtigen soll.

Die Frage, ob auch die Kompakta, eine trajektoriell-funktionelle Struktur besitze, soll im Abschnitt 4.4., der sich mit dem funktionellen Charakter der Struktur zweiter Ordnung auseinandersetzt, geklärt werden. Nach Pauwels (1948) erfolgt die Anpassung der Kompakta im Bereich der ersten Ordnungsstufe an veränderte Beanspruchung durch Anpassung der Querschnitte und Materialverteilung: Es ist in der Technik schon seit langem bekannt, daß ein Rohr eine größere Biegefestigkeit besitzt als ein kompakter Rundstab gleicher Materialmenge. Das Rohr ist gegenüber Biegebeanspruchungen in allen denkbaren durch seine Achse gelegten Ebenen gleichermaßen widerstandsfähig. Die Biegefestigkeit kann durch auf das Rohr aufgesetzte Längsleisten noch erhöht werden, die den Querschnitt an Stellen der höchsten Spannungen verbreitern (Pauwels, 1948). Hier liegt nichts anderes als die Optimierung des polaren Widerstandsmoments bei geringstem Materialbedarf vor.

4.3.2 Nachweis des funktionellen Charakters der Struktur 1. Ordnung im Bereich der Mandibula

Die Klärung der Frage nach der funktionellen Struktur der Mandibula war Ziel der Untersuchungen von Motsch (1965) und Küppers (1971). Mittels photographischer Verfahren im zwei- und dreidimensionalen spannungsoptischen Modellexperiment stellten sie die Spannungsverläufe dar. Dabei wurde von Küppers (1971) zum ersten Mal eine Methode angewandt, die es ermöglicht, verschiedene, zeitlich nacheinan-

der auftretende Spannungsverläufe zu summieren und als "Summationsbild" darzustellen. Die Verteilung der Spannungsgrößen wurde ebenfalls im spannungsoptischen Modellversuch bestimmt. Die aus dem Isochromatenbild abgeleitete und aus den Trajektorienbildern densitometrisch ermittelte Beanspruchungsverteilung wurde in Einzeldiagrammen dargestellt und mit den entsprechenden Materialverteilungsdiagrammen verglichen.

Küppers (1971) findet eine sehr gute Übereinstimmung der aus den Trajektorienbildern abgeleiteten Beanspruchungsverteilung mit der entsprechenden Materialverteilung. Die Materialmenge ist der Beanspruchungsgröße in guter Näherung proportional. Das bedeutet für den Unterkiefer eine weitgehende Bestätigung der Ansicht Pauwels (1955), daß der Knochen einen Körper gleicher Festigkeit darstellt. Dieses Ergebnis spricht deutlich für eine funktionelle Anpassung des Unterkieferknochens an die örtlichen Beanspruchungsgrößen (Küppers, 1971).

Auch der Vergleich von Knochen- und Modellschnitten in drei senkrecht zueinander stehenden Ebenen läßt bei Küppers (1971) eine gute Übereinstimmung zwischen Spongiosaarchitektur und räumlichen Spannungsverläufen in den Modellen erkennen. Daraus kann man auf die trajektoriell-funktionelle Ausrichtung der Spongiosaelemente schließen. Nach Pauwels (1948, 1954, 1955) und Kummer (1956, 1959, 1962) ist nämlich ein trajektorielles Fachwerk frei von Biegebeanspruchung und verringert damit die zur Erhaltung einer bestimmten Spannungsgröße benötigte Materialmenge. Die trajektorielle Ausrichtung der Spongiosaelemente ist das wichtigste Bauprinzip der funktionellen Anpassung (Pauwels, 1948).

Differenzen zwischen der Spongiosaanordnung in den Knochenschnitten und Trajektorienverläufen in den Modellschnitten führt Küppers einerseits auf die Unzulänglichkeit der dreidimensionalen Modelle zurück, in denen Bezahnung und Zahnhalteapparat nicht berücksichtigt wurden. Andererseits ist die trajektorielle Spongiosaarchitektur des Alveolarfortsatzes durch den ständigen Wechsel der statischen Verhältnisse, bedingt durch Zahndurchbruch und Verlust der Zähne, durch individuelle Variationen des Kaumechanismus sowie durch pathologische Faktoren fortlaufenden Umbauprozessen im Sinne der funktionellen Anpassung unterworfen (Küppers, 1971). Da die Ausrichtung der Knochenarchitektur", wie Zeiger (1932) behauptet, "ständig hinter dem sich ändernden Spannungszustand nachhinkt, müssen zwangsläufig 'irreguläre' Spongiosaarchitekturen entstehen". Als Ergebnis bleibt, daß in manchen Knochenschnitten durch den Alveolarfortsatz eine systematische Ausrichtung der Spongiosaelemente nicht auf den ersten Blick zu erkennen ist.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Küppers (1971) bezeichnet Motsch (1965) lediglich die Spongiosaarchitektur des Gelenk- und Alveolarfortsatzes als trajektoriell-funktionell und die übrigen Strukturen nicht als Trajektorien, sondern nur als "Verstärkungspfeiler" oder einfach "Knochenzüge". Die räumliche spannungsoptische Analyse von Küppers (1971) zeigt jedoch ohne Zweifel, daß auch diese Strukturen funktionell bedingt und als trajektorell aufzufassen sind, auch wenn sie nicht überall die Bedingungen eines orthogonalen Systems erfüllen.

Auch die Ansicht von Motsch (1965), im Unterkiefer übernehme die Kompakta die gesamte statische Funktion, widerspricht den Ergebnissen der Gegenüberstellung von Beanspruchungs- und Materialverteilung durch Küppers (1971). Die Proportio-

nalität dieser beiden Faktoren spricht deutlich für eine statische Funktion der Spongiosa.

Weigele (1921) versuchte den Bau der Unterkieferkompakta ebenfalls aus den Gesetzen der Mechanik zu klären. Nach seiner Meinung stellen gemäß der starken Beanspruchung des Unterkieferkörpers Querschnitte durch die Mandibula eine Mittelform zwischen dem T-Profil und der Kreisscheibe dar, Formen, die für die gesamten Beanspruchungsarten am widerstandsfähigsten erscheinen.

Entsprechend der funktionellen Belastung variiert die Dicke der kompakten Masse (Katz, 1931). So ist im Gebiet der Molaren die vestibuläre kompakte Lamelle fast doppelt so dick wie die orale, im Bereich der Prämolaren sind beide ungefähr gleich groß. Im Frontzahnbereich kann eine Verdickung der oralen und ein Dünnerwerden der vestibulären Lamelle beobachtet werden (Katz, 1931).

Nach Conrad (1948) wird die starke Beanspruchung in der Molarengegend einerseits durch die Linea obliqua und Linea mylohyoidea, andererseits durch die nach caudal konvexe Wölbung des Unterkieferkörpers kompensiert.

Insgesamt finden sich die Ansichten von Pauwels (1948, 1954, 1955) bestätigt, daß die Anpassung der Kompakta in der Dimension erster Ordnung des Systems nach Knese (1954, 1970, 1979) durch Änderung der Querschnittsform und der Materialverteilung erfolgt (Küppers, 1971).

Die Struktur erster Ordnung, die Spongiosa-Kompakta-Verteilung, kann für die Mandibula als funktionell betrachtet werden.

4.4 Topographische Anordnung der Lamellensysteme (Struktur 2. Ordnung) unter funktionellen Gesichtspunkten

4.4.1 Knochen allgemein

Die Frage, ob die Kompakta eine trajektoriell-funktionelle Struktur aufweise, wurde von vielen Autoren bejaht (Winkler, 1921; Pickard, 1930; Henckel, 1931; Dowgjallo, 1932; Seipel, 1934, 1948; Benninghoff, 1925, 1927, 1930, 1931). Schon Meyer (1867) glaubte, daß die Kompakta eine Struktur besitze, die einer zusammengedrängten Spongiosa entspreche.

Die Fibrillenzüge der Periostfasern werden durch den Wachstumszug des Periostschlauches ausgerichtet. Nach Benninghoff sind die Osteone den Periostfasern gleichgerichtet und damit ebenfalls in der Längsrichtung des Knochens angeordnet. Diese Wachstums-Zug-Trajektorien würden nun mit den Drucktrajektorien des Knochens übereinstimmen, behauptete Benninghoff und setzte dabei voraus, daß der Knochen achsenparallel beansprucht wird. Im allgemeinen werden aber die Röhrenknochen auch auf Biegung beansprucht, so daß die Spannungstrajektorien charakteristische, sich rechtwinklig kreuzende Bögen aufweisen (Pauwels, 1948). "Es besteht also beim Röhrenknochen ein grundsätzlicher Unterschied zwischen dem Kraftfeld des Wachstums und dem Kraftfeld der Funktion" (Pauwels, 1949).

Küntscher (1935) ermittelte diese Spannungstrajektorien mit Hilfe der Reißlackmethode. Pauwels (1948, 1954) zeigte sie anschaulich an Vergleichsmodellen von Knochen mittels der Spannungsoptik (siehe Abb. 15).

Die Spaltlinien zeigen nur Wachstumslinien, die durch die Osteonzüge der Kompakta verkörpert werden. Die Osteone sind für die Funktion nicht trajektoriell ausgerichtet

(Pauwels, 1949). Die Kompakta besitzt also keine trajektoriell-funktionelle Struktur, wie namhafte Autoren geglaubt hatten.

Pauwels zeigte ferner, daß eine trajektorielle Struktur der Kompakta sogar denkbar ungünstig wäre, denn sobald die Biegebeanspruchung des Knochens wechselt, verändern sich auch die Spannungstrajektorien. Die Osteonzüge können aber bei jeder Lage der Biegungsebene den höchsten, immer längs des Randes verlaufenden Spannungen am wirksamsten begegnen.

Die Knochenkompakta besitzt also eine der Funktion angepaßte, aber ohne diese Funktion entstandene Wachstumsstruktur (Küppers, 1971). Wie bereits in Abschnitt 4.3.1 erwähnt erfolgt die Anpassung der Kompakta an veränderte Beanspruchung nach Pauwels (1948) durch Anpassung der Querschnitte in Form und Materialverteilung und nicht durch Änderung der Feinstruktur, also zweiter und folgender Ordnungsstufen. Jede Veränderung in einer Ordnungsstufe stetzt aber Vorgänge in allen folgenden niederen Ordnungsstufen voraus (Knese, 1979). Daraus ergibt sich, daß Anpassungsvorgänge am Knochen Veränderungen auch im Bereich der Struktur zweiter Ordnung zur Folge haben werden, wobei die Änderung nicht die Ausrichtung der Osteone betrifft. Die Orientierung der Lamellensysteme ist wachstumsbedingt (Pauwels, 1948).

Eine Interpretation der Struktur zweiter Ordnung gestaltet sich recht schwierig, da dem Knochen sehr verschiedene Wege zur Lösung gleicher oder ähnlicher Festigkeitsaufgaben offen stehen. Eine bestimmte Festigkeit ist aller Voraussicht nach nicht an eine bestimmte Struktur zweiter Ordnung gebunden (Knese, 1958). Damit kann jeweils nur eine Einzelkonstruktion beurteilt werden. Ein allgemeines Bauprinzip für die Struktur zweiter Ordnung läßt sich demnach nicht entwickeln.

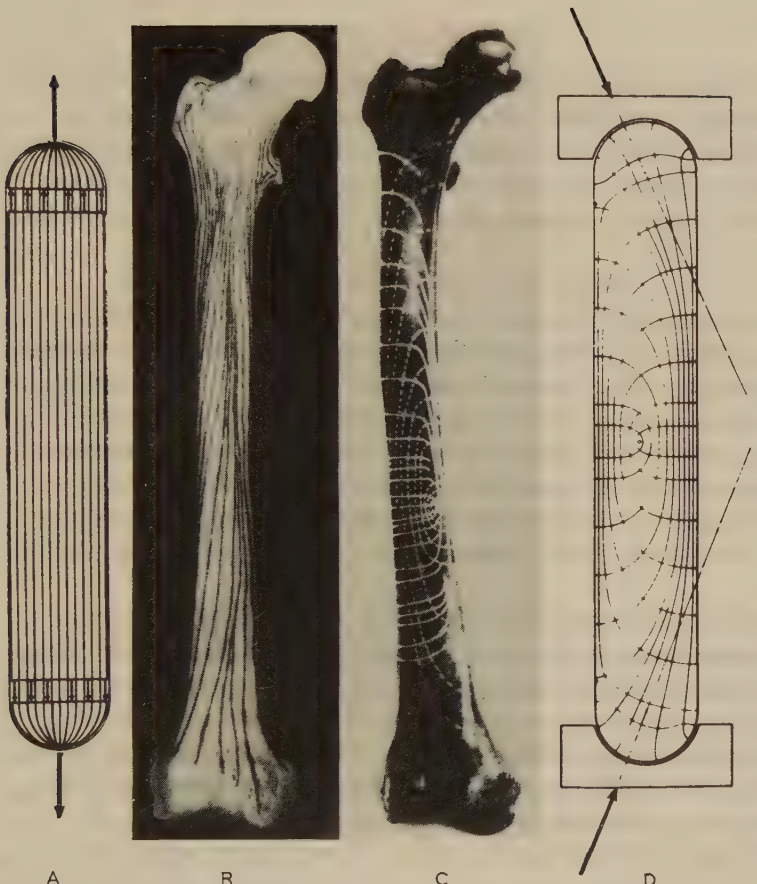


Abb. 15: Deutung des Spaltlinienmusters in der Kompakta des menschlichen Femur

A: Schematische Darstellung der Dehnungslinien des Periostschlauchs beim Längenwachstum des Knochens (Pfeile)
B: Spaltlinien der Kompakta des Femur
C: Lackrißmuster des Femur bei Biegebeanspruchung des Schaftes (ausgezogene Linien: Druckspannungstrajektorien; unterbrochene Linien: Zugspannungstrajektorien).
D: Trajektorienverlauf in einem über zwei Gelenke auf Biegung beanspruchten Rundstab. Das Trajektorienbild entspricht genau dem Lackrißmuster, läßt dagegen keine Ähnlichkeit mit dem Spaltlinienbild erkennen.
(aus Pauwels, 1954)

Eindeutige Beziehungen zwischen Steigungsfolge als Teil der Struktur zweiter Ordnung und Bruchspannung konnten von Titschak (1955) nachgewiesen werden. Diese Tatsache stellt einen Hinweis auf den funktionellen Charakter der Struktur zweiter Ordnung dar.

Auch die Beziehungen der Struktur zweiter Ordnung zur Querschnittsform (Knese, Ritschl und Voges, 1954; Ertelt, 1955; Auerbach, 1957) und topographische Festigkeitsunterschiede (Olivio, 1937; Maj und Toaviari, 1937; Maj, 1942; Evans und Lebow, 1952; Calabrisi und Smith, 1951; Knese, 1956) lassen eine für bestimmte Richtungen und Belastungen ausgezeichnete Festigkeit vermuten. Darin ist ebenfalls ein Hinweis auf das funktionelle Wesen der Struktur zweiter Ordnung zu sehen (Knese, 1958).

Robertson und Smith (1978) konnten in ihren Untersuchungen Beziehungen zwischen Feinstrukturen und Festigkeit der Kompakta aufzeigen. Allgemein war die Druck- und Biegefestigkeit bei Kompaktastücken mit überwiegendem Anteil an Schaltlamellen größer als bei solchen, bei denen die Osteone das Bild bestimmten. Spezielle Untersuchungen über Beziehungen zwischen der Struktur zweiter Ordnung im Bereich der Spongiosa und der Festigkeit liegen nicht vor.

4.4.2 Mandibula

Zahlreiche Autoren waren von der trajektoriell-funktionellen Struktur der Unterkieferkompakta überzeugt. Benninghoff (1925, 1927, 1930, 1931) deutete seine Spaltlinien als mechanische Resultierende des Feinbaus der Kompakta, die mit der Streichrichtung der Osteone zusammenfallen und somit gleichzeitig die Richtung der größten Druck- und Zug-

festigkeit des Knochens anzeigen. Seine Spaltlinien stimmen im Prinzip mit denen von Dowgjallo (1932) und Seipel (1934, 1948) überein. Auch die Verlaufsrichtung der Osteone, die Dempster und Enlow (1959) durch Anfüllung der Haversschen Kanäle mit indischer Tusche darstellen konnten, entspricht diesen Liniensystemen.

Motsch (1965) und Küppers (1971) zeigten speziell für die Kompakta der Mandibula, daß die Osteonzüge nicht trajektoriell, sondern randparallel verlaufen. Was Pauwels (1948) für die Kompakta der Röhrenknochen nachwies, gilt auch für den Unterkiefer: Die Struktur der Unterkieferkompakta ist nicht trajektoriell ausgerichtet. Sie ist vielmehr sui generis eine der Funktion angepaßte, aber ohne Funktion entstandene Wachstumsstruktur.

Die Struktur zweiter Ordnung des Unterkiefers zeigt einen Breccienbau. Nach Bargmann (1977) lassen Zahndurchbruch, Zahnwechsel sowie Änderungen der Belastung das knöcherne Gefüge nie zur Ruhe kommen und es ist deshalb nicht zu erwarten, daß es dem Typ des Osteonknochens entspricht. Das Ergebnis des Schotterbau ist die für die Funktion notwendige Belastbarkeit des Knochens (Bargmann, 1977).

Die Befunde von Robertson und Smith (1978) zeigen gleichfalls, daß der Schotterbau der Mandibula durch seinen hohen Gehalt an Schaltlamellen eine hohe Biegefestigkeit zur Folge hat und damit der großen Biegebeanspruchung der Mandibula Rechnung trägt.

Die Mandibula besitzt in ihrer Struktur zweiter Ordnung demnach eine funktionelle Struktur, wobei die Orientierung der Lamellensysteme als wachstumsbedingt und nicht trajektoriell ausgerichtet zu sehen ist.

4.5 Niedere Ordnungsstufen (Struktur 3. - 6. Ordnung) und ihre Funktion für die Mechanik des Knochens

Jede spezielle Analyse der Struktur zweiter Ordnung unter funktionellen Aspekten wird auch die Bauprinzipien und die sich daraus ergebenden Leistungen der niederen Ordnungsstufen zu berücksichtigen haben.

Der bei analytischen Untersuchungen unumgänglichen Isolierung von Teilen muß die Synthese zu höheren Organisationsstufen folgen. "Ein Verfolgen der Struktur in Richtung auf das Kleinste führt letzten Endes zu Molekülen und Atomen, die als solche keinen Einblick in die Lebenserscheinungen zu geben vermögen" (Schmidt, 1957). Der Weg von der Ultrastruktur zur Feinstruktur des Knochengewebes erscheint sinnvoller als der umgekehrte.

Als Struktur fünfter Ordnung treten Fasern und Kristalle auf, wenn von den weiteren Perifibrillärsubstanzen und den Interfibrillärsubstanzen abgesehen wird (Knese, 1970). Die zugfesten Kollagenfasern und die druckfesten anorganischen Einlagerungen erscheinen geeignet einen Verformungswiderstand zu leisten (Knese, 1958).

Die Molekularstruktur der Komponenten des Knochengewebes, Fasern und Kristalle, ist für deren Materialeigenschaften verantwortlich. Mit Recht kann man annehmen, daß es sich bei diesem Material um ein für die Funktion des Knochen günstig zusammengesetzes handelt (Petersen, 1933).

Im Bereich der nächsthöheren Ordnungsstufe, der Struktur fünfter Ordnung, sind die Kollagenfasern und Kristallite im Sinne eines "Verbundbaues" zusammengefügt (Knese, 1958, 1970). In der Technik wird bei einem Material, das aus zwei Stoffen mit differenter Festigkeit besteht, von einer

Verbundweise gesprochen. Im Knochengewebe sind das die zugfesten kollagenen Fasern und die druckfesten anorganischen Einlagerungen. An eine Verbundbauweise beim Knochen dachten bereits Gebhardt (1911), Petersen (1919), Benninghoff (1925) und Weidenreich (1930).

Das bekannteste Beispiel für einen technischen Verbundbau ist der Stahlbeton. Die vorgespannten Stahleinlagen üben beim Spannbeton einen Druck auf den Beton aus. Bei einer Belastung, die im Beton Zugspannungen erzeugen würde, tritt nunmehr allein eine Verminderung des Druckes auf. Auf diese Weise werden die für den Beton ungünstigen Zugspannungen der Gebrauchslast umgangen (Mörsch, 1923).

Knese (1958) nimmt für die Kollagenfasern auch ohne Belastung eine gewisse Spannung an. Kollagenfasern zeigen im allgemeinen einen welligen bzw. spiraligen Verlauf, erscheinen jedoch im Knochengewebe gestreckt. Die Änderung der Verlaufsweise der Kollagenfibrillen wird besonders deutlich in den osteogenen Zonen von Sehnen- und Bandansätzen, wobei die Sehne den welligen und der Knochen den gestreckten Fibrillenverlauf zeigen (Biermann, 1957). Aus dem gestreckten Verlauf schließt Knese (1958), daß Knochenfibrillen bereits in unbelastetem Zustand angespannt bzw. vorgespannt sind.

Der Vorspann der Kollagenfasern im Knochen hat andere Aufgaben zu erfüllen als der Vorspann der Stahleinlagen im Spannbeton. Der Vorspann ist nicht für den druckfesten Teil, das anorganische Material, sondern die kollagenen Fasern von entscheidender Wichtigkeit. Die Kollagenfibrillen sind materialgemäß auf Zug beansprucht. Unter einer Druckbelastung knicken die Fibrillen dann nicht mehr aus, sondern ihre vor der Belastung vorhandene Zugspannung wird

lediglich herabgesetzt. Die Kristalle sichern den Vorspann. Gleichzeitig werden sie aber in ihrer Lagerung durch den rückwirkenden Druck festgehalten. Der Verbund mit den Kristalliten macht also aus dem ursprünglich nur zugfesten Material der Kollagenfaser ein Material, das Drucklasten aufnehmen kann (Knese, 1958).

Das Ausknicken der Kollagenfasern auf Druckbelastung wird weiterhin durch den umgebenden Mineralmantel verhindert, der aus etwa fünf bis zehn Schichten von Kristalliten besteht (Knese, 1963).

Currey (1964) vertritt die Auffassung, daß im Knochen ein zweiphasiges Material vorliegt, das dem glasfaserverstärkten Epoxyharz entspricht, wobei die Kristalle den Glasfasern und die Kollagenfasern dem Epoxyharz gleichzusetzen sind. Damit wird zur Interpretation der mechanischen Eigenschaften des Knochengewebes eine weitere technische Anwendung des Verbundbaus herangezogen. Eine unmittelbare Analogie des Knochengewebes ist weder mit dem Stahlbeton noch mit dem glasfaserverstärkten Epoxyharz möglich.

Weiterhin vergleicht Knese (1958) die Kollagenfibrille mit einem Seil, das durch die Kristalle belastet wird. Eine Seilbelastung erzeugt eine "Seilspannung", so daß die Kristalle vermutlich nicht nur den Vorspann aufrechterhalten, sondern ständig neu erzeugen.

Aus der Technik ist bekannt, daß eine materialgerechte Anwendung der Verbundpartner zu einer sehr wirtschaftlichen Bauweise führt. Sicher muß auch der Knochen vom wirtschaftlichen Standpunkt aus gesehen werden, d.h. von der Stoffwechselrate, die zu seinem Aufbau erforderlich ist. Nach Knese (1958) können die Konstruktionselemente des Knochens

durch das Prinzip des Vorspannes grazil und im Gewicht niedrig gehalten werden. Es liegt demnach tatsächlich eine Art Leichtbau vor (Roux 1895; Pauwels, 1948; Knese, 1958).

Auf Grund der Leistungen der Struktur fünfter Ordnung für die allgemeine Funktion des Knochens darf diese als "funktionell" bezeichnet werden.

Im Bereich der Struktur vierter Ordnung, der Lamelle, kommt es zur Bildung einer zweidimensionalen Netzstruktur, die sowohl Druck- als auch Zugspannungen aufnehmen kann. Infolge der verschiedenartigen Netzbildung liegt ein Bauvorteil vor, der in wechselnder Form in zwei Dimensionen einen Verformungswiderstand leisten kann (Knese, 1958).

Die Lamellen sind zu Systemen zusammengefügt, die im Ordnungssystem Kneses (1954, 1970, 1979) die Struktur dritter Ordnung darstellen. Die Tangentiallamellen, Schalt- und Generallamellen, stellen einen gegliederten Teilkörper dar, der einen fast regelmäßigen Wechsel von steil und flach gewickelten Lamellen aufweist. Durch die Zusammenfügung von Lamellen mit verschiedener Verlaufsweise der Kollagenfasern und durch Faserverbindungen von Lamelle zu Lamelle leisten die Tangentiallamellen einen Verformungswiderstand in den drei Raumebenen.

Knese (1958, 1970) sieht im Bau der Tangentiallamellen eine weitgehende Ähnlichkeit mit dem Sperrholz. Allerdings wird durch die Faserverbindungen zwischen den Lamellen die Zusammenarbeit der einzelnen Schichten inniger als bei den verleimten Blättern des Sperrholzes. Die Faserverbindungen schaffen nicht nur eine "Summierung" der Lamellen wie beim Sperrholz. Der aus der Organisation der Struktur fünfter Ordnung resultierende "Seilzug" der Faserverbindungen

trachtet danach die beiden Nachbarlamellen einander zu nähern. Die Nachbarlamellen üben so eine Flächenpressung auf die dazwischenliegende Lamelle aus und steigern damit die Festigkeit dieser Lamelle (Knese, 1958). Von Flächenpressungen sprechen bereits Gebhardt (1906) und Petersen (1930).

Die erste Deutung der Struktur der Haversschen Systeme ging von Gebhardt (1906) aus. Gebhardt sah in der Torsionsstruktur der Kollagenfasersysteme die entscheidende Grundlage der Knochenfestigkeit. Das Verhalten dieser "Schraubfedern" (Gebhardt, 1906) studierte er an Modellen aus elastischem Messing- oder Stahldraht. Draht besitzt aber nicht nur wie die Kollagenfasern eine Zugfestigkeit, sondern auch eine gewisse Steifheit, die den Kollagenfasern fehlt. Zurecht kritisierte Triepel (1907, 1922) Gebhardt mit dem Hinweis, daß eine Diskussion der Festigkeitseigenschaften der Knochenstruktur die Eigenheiten des Materials berücksichtigen muß.

Knese (1958) untersuchte die Verformung der Osteone bei Belastung, um danach den Verformungswiderstand zu erklären. In einem Konstruktionsschema werden die Veränderungen innerhalb zweier flach und einer dazwischen gelegenen steil gewickelten Lamelle bei Belastung untersucht (siehe Abb. 16). Bei axialem Druck leisten die Kollagenfibrillen der flach gewickelten Lamellen durch ihre Zugfestigkeit der Umfangsdehnung und damit der Stauchung des Osteonzylinders einen Widerstand. Damit üben die Fasern der flachen Lamellen gleichzeitig einen sog. Manteldruck auf den "Kern" des Osteons aus. Ein Manteldruck erhöht die Druckfestigkeit des Kernes (Mörsch, 1923). Die steil gewickelten Fasern müßten sich bei axialem Druck verkürzen. Der Verbund mit

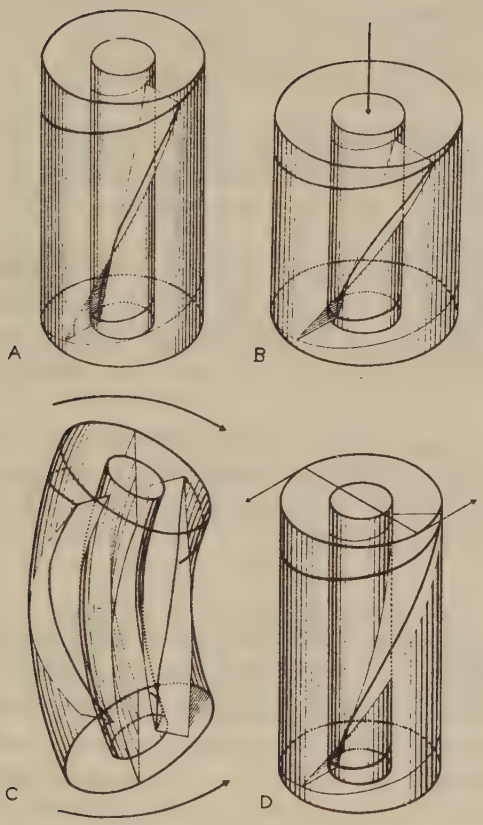


Abb. 16: Die Verformung eines Osteonzylinders mit einer inneren und äußeren flach gewickelten und einer dazwischen gelagerten steil gewickelten Faser. A Ausgangsstadium; B Verformung unter Druckbelastung; C Verformung unter Biegebeanspruchung; D Verformung bei Torsion. (aus Knese, 1958)

den anorganischen Einlagerungen ermöglicht es den Kollagenfasern dieser Verkürzung einen Verformungswiderstand entgegenzusetzen. Eine Prüfung der Druckfestigkeit einzelner

Osteone durch Ascenzi und Bonucci (1968) ergab, daß diese bei flacher Wicklung der Fasern größer als bei steiler ist und vom Grad der Mineralisation abhängt.

Die Möglichkeit der Aufnahme von Zugbelastungen durch das Haverssche System erscheint ohne weiteres gegeben. Die Zugfestigkeit einzelner Osteone prüften Ascenzi und Bonucci (1965). Die Zugfestigkeit erwies sich bei steil verlaufender Wicklung der Fasern eines Osteons höher als bei flacher Wicklung. Die Mineralisation bleibt dabei ohne Einfluß. Die Autoren kommen zu dem Schluß, daß die Zugfestigkeit überwiegend von den Kollagenfibrillen abhängt.

Bei der Torsion ergibt sich für sämtliche Faserverlaufsrichtungen eines Osteons geometrisch eine Dehnung. Dieser Dehnung wirken im einzelnen Osteon die Zugspannungen in den Kollagenfasern entgegen.

Die Frage des Biegungswiderstands des Knochens ist etwas schwieriger zu beurteilen. Bei einer Biegung entstehen Zug- und Druckspannungen. Auf der Druckseite des Osteons würde sich rein geometrisch eine Verkürzung oder ein Ausknicken der steil gewickelten Kollagenfasern ergeben. Die flach verlaufenden Fibrillen werden von der Biegungsverformung nicht beeinflußt, wie das auch von der Querbewehrung beim Stahlbeton her bekannt ist. Das Haverssche System muß nach Knese (1958) als stark bewehrt angesehen werden, so daß bei Biegung die Nullinie aus der geometrischen Mittellinie herausrückt und die Druckseite zusammenschrumpft. Damit würde der Kantendruck auf der Druckseite des Osteons so groß werden, daß die Kristalle herausspringen. In einem einzelnen Osteon läßt sich demgemäß kein entsprechender Verformungswiderstand bei Biegung finden, der sich aber sofort ergibt, wenn ein Osteonbündel betrachtet wird. Der

gefährdeten Druckseite eines Osteons liegt dann die Zugseite des Nachbarosteons gegenüber, die die Verformung verhindert. Ein genügender Verformungswiderstand gegen Biegung wird demnach erst durch die Zusammenlagerung vieler Osteone entwickelt (Knese, 1958, 1970). Der Biegungswiderstand ist demnach als Leistung der Struktur zweiter Ordnung anzusehen.

Knese (1958) betrachtet das Haverssche System weiter als ein mit Flüssigkeit gefülltes Rohr. Der Flüssigkeitsfüllung des Kanals wirkt der Widerstand der Osteonwand entgegen. Die Übereinanderfügung von mehreren Lamellen übt auf den inneren Teil des Osteons einen Manteldruck aus, der die Festigkeit des Gewebes steigert (Knese, 1958). Der Übergang von Fasern von Lamelle zu Lamelle führt durch den bereits erwähnten Seilzug der Faserverbindungen zu Flächenpressungen und damit zu einer weiteren Verfestigung des Haversschen Systems (Knese, 1970).

Auf Grund der aufgezeigten Beziehungen zwischen der Struktur dritter Ordnung und der mechanischen Leistung darf diese Struktur als funktionell bezeichnet werden.

4.6 Zusammenfassung

Das Ordnungssystem Kneses ist nicht nur morphologisch, sondern auch festigkeitstheoretisch berechtigt. Die Eigentümlichkeit der hierarchischen Strukturordnung liegt darin, daß jede nächst höhere mehr leistet als die Summe der niederen Ordnung ergeben würde. Die Leistungen der einzelnen Ordnungsstufen wurden diskutiert.

Das Knochengewebe enthält in den zugfesten Kollagenfasern und den druckfesten anorganischen Einlagerungen zwei Komponenten, die durch ihre Zusammenfügung im Sinne eines Verbundbaues geeignet erscheinen einen Verformungswiderstand zu leisten. Die Struktur fünfter Ordnung zeigt einen Vorspann, der den Kollagenfasern eine scheinbare Druckfestigkeit verleiht.

In der Struktur vierter Ordnung, der Lamelle, liegt infolge der verschiedenartigen Netzbildung ein Bauvorteil vor, der in wechselnder Form in zwei Dimensionen einen Verformungswiderstand leisten kann.

Bei den Strukturen dritter Ordnung, den Lamellensystemen, bilden die Tangentiallamellen ein System, das durch Zusammenfügen von Lamellen mit verschiedener Verlaufsweise der Kollagenfasern und durch Faserverbindungen von Lamelle zu Lamelle einen Verformungswiderstand in drei Dimensionen leisten kann. Im Osteon wirkt der Flüssigkeitsfüllung des Haversschen Kanals der Widerstand der Osteonwand entgegen. Die Übereinanderfügung mehrerer Lamellen übt auf den inneren Teil des Osteons einen Manteldruck aus, der die Festigkeit des Gewebes steigert. Der Übergang von Fasern von Lamelle zu Lamelle bringt durch Flächenpressung eine weitere Verfestigung.

Die Deutung der Struktur zweiter Ordnung, der örtlichen Zusammenlagerung der Lamellensysteme, ist äußerst schwierig. Beziehungen zur Querschnittsform und topographische Festigkeitsunterschiede lassen eine für bestimmte Richtungen und Belastungen ausgezeichnete Festigkeit vermuten. Die Osteone der Kompakta zeigen keine trajektorielle Ausrichtung. Ihre Orientierung ist vielmehr wachstumsbedingt. Es konnte gezeigt werden, daß diese Anordnung für die Funk-

tion günstig ist, aber ohne diese Funktion entstanden ist. Spezielle Untersuchungen über die Struktur zweiter Ordnung im Bereich der Spongiosa in Bezug auf Festigkeit liegen nicht vor.

Die Spongiosaarchitektur erweist sich als trajektoriell-funktionell. Eine trajektorielle Ausrichtung der Spongiosa fehlt z.T. bei Knochen, die eine reichlich entwickelte Kompakta aufweisen. Die Anpassung der Kompakta im Bereich der ersten Ordnung an die Funktion erfolgt durch Änderung der Materialverteilung und Querschnittsform, wobei sicherlich neben den genetischen Faktoren eine permanente "Belastungsabfrage und -anpassung" im Sinne des piezoelektrischen Effekts mitbestimmend ist.

Der Nachweis des funktionellen Charakters der Struktur erster Ordnung, der Kompakta-Spongiosa-Verteilung, konnte auch für die Mandibula erbracht werden. Abweichungen von der trajektoriellen Spongiosaarchitektur im Bereich des Alveolarfortsatzes lassen sich aus dem ständigen Wechsel der statischen Verhältnisse, bedingt durch Zahndurchbruch, Zahnwechsel, individuelle Variation des Kaumechanismus, erklären. Auch für den Unterkiefer gilt, daß die Materialverteilung der Beanspruchung annähernd proportional ist. Die Breccienbauweise der Mandibula scheint eine im Vergleich zum normalen Osteonknochen erhöhte Biegefestigkeit zu bedingen. Diese Tatsache stellt u.a. einen Hinweis auf den funktionellen Charakter der Struktur zweiter Ordnung dar. Die funktionelle Deutung der niederen Ordnungsstufen wurde allgemein abgehandelt und kann ohne weiteres auf die Strukturen des Unterkiefers übertragen werden.

5. Literaturverzeichnis

Albright, F., Reifenstein, E. C., The parathyroid glands and metabolic bone disease, selected studies, Baltimore (Williams and Wilkins) 1948

Amprino, R., A contribution to the functional meaning of the substitution of primary bone by secondary bone tissue; Acta anat. (Basel) 5, 291, 1948

Amprino, R., Engström, A., Studies on X-ray absorption and diffraction of bone tissue, Acta anat. (Basel) 15, 1, 1952

Amprino, R., Godina, G., Le renouvellement structurel du tussu osseux des poissons téléostéons, C. R. Ass. Anat. 80, 573, 1954

Arey, L. B., The origin, growth and fate of osteoclasts and their relation to bone resorption, Amer. J. Anat. 26, 315, 1920

Armstrong, W. D., Phosphorus metabolism in the skeleton, in: Phosphorus Metabolism II, McElroy und Glass, J. Hopkins Press, Baltimore 1952

Ascenzi, A., La struttura dell'osseo umano osservato al microscopio elettronico, R. C. Ist. sup. Sanità 12, 893, 1949

Ascenzi, A., Die Knochenstruktur untersucht mit dem Elektronenmikroskop, Sci. med. ital. 8, 701, 1955

Ascenzi, A., Bonucci, E., Bociarelli, D. S., An electron microscope study of osteon calcification, J. Ultrastruct. Res. 12, 287, 1965

Auerbach, E., Untersuchungen über die Variation der Knochenstruktur, dargestellt an der Tibia, Inaug. Diss. med. Kiel 1957

Badoux, D. M., Statics of the mandible, Acta morph. neerl. scand. 6, 252, 1966

Bargmann, W., Histologie und Mikroskopische Anatomie des Menschen, G. Thieme Verlag Stuttgart 1977

Basset, A. L., Electro-mechanical factors regulating bone architecture, Calcified Tissues 1965, Proc. Eur. Symp. 3rd, 1965 p. 78, Berlin-Heidelberg-New York, Springer 1966

Basset, A. L., Biologic significance of piezoelectricity, Calcif. Tiss. Res. 1, 252, 1968

Basset, C. A. L., Becker, R. O., Generation of electrical potentials by bone in response to mechanical stress, Science 137, 1063, 1962

Baud, C. A., Observations au microscopie électronique sur le canalicules du tissu osseux compact, Bull. Micr. appl. 10, 45, 1960

Baud, C. A., Morphologie et structure inframicroscopique des ostéocytes, Acta anat. (Basel) 51, 209, 1962

Baud, C. A., Submicroscopic structure and functional aspects of the osteocyte, Clin. Orthop. 56, 227, 1968

Baud, C. A., Dupont, D., Le remaniement osseux périlaccunaire, C. R. Acad. Sci. (Paris) 260, 1483, 1965

Bear, R. S., The structure of collagen fibrils, Advanc. Protein Chem. 7, 69, 1952

Becker, R. O., Bassett, C. A. L., Bachmann, Ch. H., Bioelectric factors controlling bone structure, in: Bone Biodynamics, hrsg. von H. M. Frost, Churchill, London 1964

Bélanger, L. F., Osteocytic resorption, in: The Biochemistry and Physology of Bone, Band III, hrsg. von G. H. Bourne, Academic Press, New York 1971

Bélanger, L. F., Migicovsky, B. B., Bone cell formation and survival in H^3-thymidine labelled chicks under various conditions, Anat. Rec. 145, 385, 1963

Benninghoff, A., Spaltlinien am Knochen, eine Methode zur Ermittlung der Architektur platter Knochen, Anat. Anz. 60, Erg: H 189, 1925/26

Benninghoff, A., Über die Anpassung der Knochenkompakta an geänderte Beanspruchung, Anat. Anz. 63, 289, 1927

Benninghoff, A., Über die Entstehung funktioneller Strukturen, Erg. Bd. Anat. Anz. 71, 62, 1930

Benninghoff, A., Über Leitsysteme der Knochenkompakta, Morph. Jb. 65, 11, 1931

Biedermann, W., Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen: Knochengewebe, Hb. der vergleichenden Physiologie, Band III/1, Teil 1, 1085, Jena 1914

Biermann, H., Die Knochenbildung im Bereich periostaler-diaphysärer Sehnen- und Bandansätze, Z. Zellf. 46, 635, 1957

Blix, G., Glykoproteide, in: Physiologische Chemie I, hrsg. von B. Flaschenträger und E. Lennartz, Berlin-Göttingen-Heidelberg, Springer Verlag 1951

Bluntschli, H., Die menschlichen Kieferwerkzeuge in verschiedenen Alterszuständen, Erg. Bd. Anat. Anz. 61, 163, 1926

Boyde, A., Hobdell, M. H., Scanning electron Microscopy of lamellar Bone, Z. Zellf. 93, 213, 1969

Broesike, G., Über die feinere Struktur des normalen Knochengewebes, Arch. mikr. Anat. 21, 695, 1882

Bucher, O., Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen mit Berücksichtigung der Histophysiologie und der mikroskopischen Diagnostik, Med. Verlag H. Huber, Bern 1948

Bucher, O., Cytologie, Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen, H. Huber Verlag, Stuttgart 1968 und 1973

Buddecke, E., Polysaccharide und Polysaccharid-sulfate des Bindesgewebes, in: D-Glucose und verwandte Verbindungen in Med. u. Biol. (hrsg. von H. Bartelheimer, W. Heyde und W. Thorn), 573, Stuttgart F. Enke Verlag 1966

Burkhardt, L., Über den Aufbau der menschlichen Osteone, Verh. anat. Ges. (Jena), Erg.-H. zu Anat. Anz. 38, 97, 1929

Busch, F., Die Knochenbildung und Resorption beim wachsenden und entzündeten Knochen, Langenbecks Arch. klin. Chir. 21, 150, 1877

Cameron, D. A., Robinson, R. A., Electron microscopy of epiphyseal and articular cartilage matrix in the femur of the newborn infant, J. Bone Jt. Surg. 40 A, 163, 1958

Cohen, J., Harris, W., The Three-dimensional Anatomy of Haversian Systems, J. Bone Jt. Surg. 40, 419, 1958

Copp, D. H., Cameron, E. C., Cheney, B. A., Davidson, B. A., Henze, K. G., Evidence for calcitonin - a new hormone for parathyroid that lowers blood, Endocrinology 70, 638, 1962

Culmann, K., Die graphische Statik, Bd. I, Zürich 1866

Currey, J. D., Three analogies to explain the mechanical properties of bone, Biorheology 2, 1, 1964

Davies, H. G., Engström, A., Interferometric and X-ray absorption studies of bone tissue, Exp. Cell Res. 7, 243, 1954

Dodds, G. S., Osteoclasts and cartilage removal in endochondral ossification of certain mamals, Amer. J. Anat. 50, 97, 1932

Dorfmann, A., The effects of adrenal hormones on connective tissues, Ann. N. Y. Acad. Sci. 56, 698, 1953

Dorfmann, A., Mathews, M. B., The physology of connective tissue, Ann. Rev. Physiol. 18, 69, 1956

Dowgjallo, N. D., Die Struktur der Kompakta des Unterkiefers bei normalem und reduziertem Alveolarfortsatz, Z. Anat. Entw. Gesch. 97, 55, 1932

Dudley, H. R., Spiro, D., The fine structure of bone cells, J. biophys. biochem. Cytol. 11, 627, 1961

Duran-Reynals, F., The ground substance of the mesenchyme and hyaluronidase, Ann. N. Y. Acad. Sci. 52, 943, 1950

Eastoe, J. E., The organic matrix of bone, in: The Biochemistry and Physiology of Bone, hrsg. von G. H. Bourne, Academic Press, New York 1956

Ebner, v., V., Sitzungsbericht der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse "Über den feineren Bau der Knochensubstanz", Bd. LXXII, Wien 1876, Akad. Wien, Abt. III, 72, 49, 1875

Ebner, v., V., Sind die Fibrillen der Knochensubstanz verkalkt oder nicht? Arch. mikr. Anat. 29, 213, 1887

Engel, J., Über die Gesetze der Knochenentwicklung, Sitz.-Bericht der Wiener Akademie der Wissenschaften, Bd. VII, Wien 1851

Engström, A., Engfeldt, B., Lamellar structure of osteons demonstrated by microradiography, Experientia 9, 19, 1953

Engström, A., Finean, J. B., Biological ultrastructure, Academic Press, New York 1958

Enlow, D. H., Principles of bone remodelling. An account of post-natal growth and remodelling processes in long bones and the mandible, Springfield, Thomas 1963

Ertelt, W., Untersuchungen über Körpergröße und Knochenstruktur bei Säugetieren, Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. 74, 588, 1955

Evans, F. G., Lebow, M., The strength of human compact bone as revealed by engineering technics, Am. J. Surg. 83, 326, 1952

Fessler, H., Load distribution in a model of a hip joint, J. Bone Jt. Surg. 39B, 145, 1957

Filogamo, G., Contributo alla conoscenza della minuta struttura dell'osso. Osservazioni sulla zona d'attaco di tendini allo skeleto, R. C. Ist. lombardo Sci. pt. 78, 425, 1945

Filogamo, G., La forme et la taille des ostéones chez quelques mammifères, Arch. Biol. 57, 137, 1946

Fitton-Jackson, S., Structural problems associated with the formation of collagen fibrils in vivo, in: Connective Tissue (ed. by R. E. Tunbridge, p. 77, Oxford Blackwell Sc. Pub. 1957

Follis, R. H. Jr., Histochemical studies on cartilage and bone, II, Ascorbic acid deficiency, Bull. Johns Hopkin Hosp. 89, 9, 1951

Follis, R. H. Jr., Cartilage and Bone matrix: Chemical structure, formation and destruction, Tr. Conf. Metab. Interrelat. 4, 11, 1952

Frank, R., Frank, P., Klein, M., Fontaine, R., L'os compact humain normal au microscope électronique, Arch. Anat. micr. Morph., exp. 44, 191, 1955

Franke, O., Beitrag zur funktionellen Anpassung des Knochens unter besonderer Berücksichtigung des Unterkiefers vor und nach Zahnverlust, Inaug. Diss. Marburg 1922

Frasca, P., Harper, R. A., Katz, J. L., Isolation of single osteons and osteons lamellae, Acta anat. (Basel) 95, 122, 1976

Frey-Wyssling, A., Submicroscopic morphology of protoplasm, Amsterdam-Houston-London-New York, Elsevier Publ. 1953

Frost, H. M., A new bone affection: feathering, J. Bone Jt. Surg. 42A, 447, 1960

Frost, H. M., Measurement of the diffusion pathway between osteocyte lacuna and blood, Henry Ford Hosp. Bull. 9, 137, 1961

Frost, H. M., The laws of Bone Structure, Thomas, Springfield 1964

Furuta, W. J., Demonstration of fibers in the decalcified bone matrix by enzymatic digestion, Anat. Rec. 104, 309, 1949

Gallop, P. M., Blumenfeld, O. O., Seifter, S., Subunits and special structural features of tropocollagen, in: Treatise on collagen (ed. by G. N. Ramachandran) Vol. 1, p. 339, London and New York, Academic Press 1967

Gaman, F., Beiträge zur Frage der Kieferknochenstruktur unter normalen und einigen krankhaften Verhältnissen, Z. Stomat. 27, 824, 1929

Gebhardt, W., Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente der Wirbeltierknochen, Arch. f. Entw. Mech. 11, 383, 1901

Gebhardt, W., Auf welche Art der Beanspruchung reagiert der Knochen mit der Ausbildung einer entsprechenden Architektur? Arch. Entw. mech. d. Org. 16, 337, 1903

Gebhardt, W., Über funktionell wichtige Anordnungsweisen der gröberen und feineren Bauelemente des Wirbeltierknochens, II Spezieller Teil: Der Bau der Haversschen Lamellensysteme und seine funktionelle Bedeutung, Wilhelm Roux' Arch. Entw. Mech. Org. 20, 187, 1906

Gebhardt, W., Über die funktionelle Knochengestalt, Verh. dtsch. Ges. orthop. Chir. 27, 121, 1910

Gersh, J., Catchpole, H. R., The nature of ground substance of connective tissue, Perspect. Biol. Med. 3, 282, 1960

Gjelsvik, A., Bone remodeling and piezoelectricity, J. Biomech. 6, 69, 187, 1973

Glimcher, M. J., Molecular biology of mineralized tissues with particular reference to bone, Rev. mod. Phys. 31, 359, 1959

Glimcher, M. J., Specificity of the molecular structure of organic matrices in mineralization, Amer. Association for the Advancement of Sciences, Washington D. C. 1960

Glimcher, M. J., A basic architectural principle in the organization of mineralized tissues, Clin. Orthop. 61, 16, 1968

Glimcher, M. J., Katz, E. P., Travis, D. F., The solubilization and reconstitution of bone collagen, J. Ultrastruct. Res. 13, 163, 1965

Goerttler, K., Funktion und Form, Dtsch. med. Wschr. 83, 905, 1958

Haines, R. W., Cartilage canals, J. Anat. (London) 68, 45, 1933

Hancox, N. M., The osteoclast, in: The Biochemistry and Physiology of Bone, hrsg. von G. H. Bourne, p. 213, New York and London, Academic Press 1956

Hannig, K., Nordwig, A., Amino acid sequences in collagen, in: Treatise on collagen (ed. by G. N. Ramachandran) Vol. 1, p. 73, London and New York 1967

Harkness, R. D., Biological functions of collagen, Biol. Rev. 36, 399, 1961

Harper, H. A., Löffler, G., Petrides, P. E., Weiss, L., Physiologische Chemie, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1975

Harris, W. H., Jackson, R. H., Jowsey, J., The in vivo distribution of tetracyclines in canine bone, J. Bone Jt. Surg. 44, 1308, 1962

Häupl, K., Über das Wesen und die Auswirkungen des funktionellen Reizes des Kausystems, Zahnärztl. Welt 5, 136, 1959

Heuck, F., The osteolytic action of the osteocytes in disorder of bone metabolism, 4th Europ. Symp. on calcif. Tissues (ed. by P. J. Gaillard, A. van den Hooff and R. Steendijk) p. 53, Excerpta Medica Found 1966

Heuck, F., Radiologische Aspekte der Osteoporose, Dtsch. med. Wschr. 92, 2272, 1967

Heuck, F., Mikroradiographische Untersuchungen der Mineralisation des gesunden und kranken Knochengewebes, Radiologie 9, 142, 1969

Heuck, F., Comparative investigation of the function of osteocytes in bone resorption, Calcif. Tiss. Res. 4, (Suppl.) 148, 1970

Heuck, F., Radiologie des gesunden Skelettes, in: Lehrbuch der Röntgendiagnostik, Bd. II/1, hrsg. von H. R. Schinz, W. E. Baensch, W. Frommhold, R. Glauner, E. Uehlinger, J. Wellauer, G. Thieme Verlag Stuttgart, 1979

Holtrop, M. E., Raisz, L. G., Simmons, H. A., The effects of parathyroid hormone, colchicine, and calcitonin on the ultrastructure and the activity of osteoclasts in organ culture, J. Cell. Biol. 6, 346, 1974

Huber, L., Rouiller, Ch., Les fibrilles collagènes de l'os Experientia (Basel) 7, 338, 1951

Hulmes, D. J. S., Miller, A., Parry, D. A. D., Piez, K. A., Woodhead-Galloway, J., Analysis of the primary structure of collagen for the origins of molecular packing, J. Mol. Biol. 79, 137, 1973

Hulth, A., Olerud, S., Tetracycline labelling of growing bone, Acta Soc. Med. upsalien. 67, 219, 1962

Irving, J. T., Handelmann, C. S., Bone destruction by multinucleated giant cells, in: Mechanisms of hard tissue destruction (ed. by R. F. Sognnaes) p. 515, Washington, Amer. Assoc. Adv. Sci. 1963

Jackson, D. S., Bentley, J. P., Collagen-glycosaminoglycan interactions, in: Treatise on collagen (ed. by G. N. Ramachandran) Vol. 2 A, p. 189, London and New York, Academic Press 1968

Jaffe, H. L., The resorption of bone. A consideration of the underlying processes particulary in pathologic conditions, Arch. Surg. 20, 355, 1930

Jowsey, J., Studies of Haversian systems in man and some animals, J. Anat. (London) 100, 857, 1966

Jowsey, J., Riggs, B. L., Kelly, P. J., Mineral metabolism in osteocytes, Proc. Mayo Clin. 39, 480, 1964

Katz, A., Architektur des Unterkiefers im Zusammenhang mit der Lage der Wurzeln und der Widerstandsfähigkeit des Zahnbogens bei Erwachsenen, Vierteljahresschr. f. Zahnheilk. 47, 214, 1931

Kaufmann, E., Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie, Berlin, Reimer 1907

Knese, K.-H., Knochenbildung und Knochenaufbau unter Berücksichtigung der Histopathologie, Regensburger Jb. ärztl. Fortbild. 5, 177, 1956

Knese, K.-H., Die diaphysäre chondrale Osteogenese bis zur Geburt, Z. Zellf. 47, 80, 1957

Knese, K.-H., Knochenstruktur als Verbundbau, Zwanglose Abhandlungen aus dem Gebiet der normalen und pathologischen Anatomie, G. Thieme Verlag, Stuttgart 1958

Knese, K.-H., Struktur und Ultrastruktur des Knochengewebes, in: Handbuch der medizinischen Radiologie, Bd. 4/1, hrsg. von L. Diethelm, O. Olsson, F. Strnad, H. Vieter und A. Zuppinger, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1970

Knese, K.-H., Mechanik und Festigkeit des Knochengewebes, in: Handbuch der medizinischen Radiologie, Bd. 4/1, hrsg. von L. Diethelm, O. Olsson, F. Strnad, H. Vieter und A. Zuppinger, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1970

Knese, K.-H., Osteoklasten, Chondroklasten, Mineraloklasten, Kollagenoklasten, Acta anat. (Basel) 83, 275, 1972

Knese, K.-H., Stützgewebe und Skelettsystem, in: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. II, Teil 5, Die Gewebe, Springer Verlag, Berlin 1979

Knese, K.-H., Harnack, v., M., Über die Faserstruktur des Knochengewebes, Z. Zellf. 57, 520, 1962

Knese, K.-H., Knoop, A. M., Elektronenoptische Untersuchungen über die periostale Osteogenese, Z. Zellf. 48, 455, 1958

Knese, K.-H., Titschak, S., Untersuchung mit Hilfe des Lochkartenverfahrens über die Osteonstruktur von Haus- und Wildschweinknochen sowie Bemerkungen zur Baugeschichte des Knochens, Morph. Jb. 102, 337, 1962

Knese, K.-H., Voges, D., Ritschl, J., Untersuchungen über die Osteon- und Lamellenformen im Extremitätenskelet des Erwachsenen, Z. Zellf. 40, 323, 1954

Kobayashi, S., Acid mucopolysaccharides in calcified tissues, Int. Rev. Cytol. 30, 257, 1971

Koelliker, A., Der feinere Bau des Knochengewebes, Z. Zool. 44, 644, 1886

Koelliker, A., Handbuch der Gewebelehre des Menschen, W. Engelmann Verlag 1889

Koltze, H., Studie zur äußeren Form der Osteone, Z. Anat. Ent. Gesch. 115, 584, 1951

Kummer, B., Eine vereinfachte Methode zur Darstellung von Spannungstrajektoren, gleichzeitig ein Modellversuch für die Ausrichtung und Dichteverteilung der Spongiosa in den Gelenken der Röhrenknochen, Z. Anat. Ent. Gesch. 119, 223, 1956

Kummer, B., Bauprinzipien des Säugerskelettes, G. Thieme Verlag Stuttgart 1959

Kummer, B., Funktioneller Bau und funktionelle Anpassung des Knochens, Anat. Anz. 111, 261, 1962

Küntscher, G., Der Nachweis von Spannungsspitzen am menschlichen Knochengerüst, Morph. Jb. 75, 427, 1935

Küppers, K., Analyse der funktionellen Struktur des menschlichen Unterkiefers, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1971

Lautenbach, E., Zur Histologie der Kieferknochen, Stoma 24, 117, 1971

Lautenbach, E., Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Ober- und Unterkiefer, DZMK 56, 289, 1971

Lautenbach, E., Studien über die feinere Struktur des menschlichen Unterkieferknochens, ZWR 81, 427, 1972

Lautenbach, E., Strukturen der Kieferknochen. Eine Studie mit dem Raster-Elektronenmikroskop, Hüthig Verlag, Heidelberg 1979

Lewin, W. W. C., Die innere Struktur der Mandibula der Anthropinen und Anthropoiden in mechanischer Beleuchtung, Inaug. Diss. med., Bonn 1913

Lichtenau, L. G., Erfassung der Knochenstruktur des menschlichen Unterkiefers und deren Veränderung bei parodontalen Erkrankungen und bei Wundheilung nach Extraktion aus dem Röntgenbild mit Hilfe einer Datenverarbeitungsanlage, Inaug. Diss. med., Stuttgart 1977

Lindner, J., Molekularbiologie und Molekularpathologie der organischen Knochenmatrix, Verh. dtsch. Ges. Pathol. 58, 3, 1974

Lipp, W., Neuuntersuchungen des Knochengewebes. Morphologie, Histochemie und Beeinflussung durch das periphere, vegetative Nervensystem durch Fermente und Hormone, Acta anat. (Basel) 20, 162, 1954

Maj, G., Studio sulle variazoni individuali e topografiche della resistenza meccanica del tessuto osseo diafisario umano in diverse etâ, Arch. Ital. Anat. Embr. 47, 612, 1942

Maj, G., Toaiari, E., Osservazioni sperimentali sul meccanismo di resistenza del tessuto osseo lamellare compatto alle azioni meccaniche, Chir. org. movim. Bologna 22, 541, 1937

Marx, H., Research on the functional elastic deformation of the human mandible, Dtsch. Zahnärztl. Z. 21, 937, 1966

Meyer, v., H., Die Architektur der Spongiosa, Arch. f. Anat. u. Phys. 615, 1867

Meyer, K., Mucoids and glycoproteins, Advanc. Protein Chem. 2, 249, 1945

Meyer, K., Connective tissue: intercellular macromolecules (Proc. Symp. New York Heart Assoc.) Biophys. J. 4, Suppl. 117, 1964

Miller, A., Parry, D. A. D., The structure and packing of microfibrils in collagen, J. Mol. Biol. 75, 441, 1973

Miller, A., Wray, J. S., Molecular packing in collagen, Nature 230, 437, 1971

Molnar, L., Die Knochenstruktur des Unterkiefers als funktionelles System, Z. Stomat. 37, 1177, 1939

Mörsch, E., Der Eisenbeton, seine Theorie und Anwendung, Stuttgart 1923

Motsch, A., Spannungsoptische Experimente zur funktionellen Anatomie des Unterkiefers, Habilitationsschrift, Freiburg im Breisgau 1965

Murray, P. D. F., Bones: A study of the development and structure of the vertebrate skeleton, Cambridge, University Press 1936

Myers, D. B., Electron microscopic autoradiography of $^{35}SO_4$ labelled material closely associated with collagen fibrils in mammalian synovium and ear cartilage, Histochem. J. 8, 191, 1976

Myers, D. B., Highton, J. C., Rayns, D. G., Acid mucopolysaccharides closely associated with collagen fibrils in normal human synovium, J. Ultrastruct. Res. 28, 203, 1969

Nemetschek, Th., Hosemann, R., A kink model of native collagen, Kolloid-Z. und Z. Polymere 251, 1044, 1973

Neuberger, A., Metabolism of collagen under normal conditions, Symp. Soc. exp. Biol. 9, 72, 1955

Neumann, G., Ein Beitrag zur Kenntnis des normalen Zahnbein- und Knochengewebes, Leipzig 1863

Nimni, M. E., Molecular structure and function of collagen in normal and diseased tissues, in: Dynamics of Connective Tissue Macromolecules (ed. by P. M. C. Burleigh and A. R. Poole) p. 51, Amsterdam-Oxford, North Holland Publishing Company 1975

Nordin, B. E. C., Calcium, Phosphate and Magnesium Metabolism, Churchill & Livingstone, Edinburgh-London-New York 1976

Olah, A. J., Bioptische Untersuchungen über die Wirkung des Thyreocalcitonin auf den Knochenumbau, Acta anat. (Basel) 73, 312

Olah, A. J., Dambacher, M., Haas, H. G., Histological effects of calcitonin in bone disease, Calc. Tiss. Res. 4, Suppl., 154, 1970

Olivio, O. M., Rapport entre la structure et la fonction dans les ostéons, C. R. Ass. Anat. 32, 334, 1937

Parfitt, A. M., The actions of parathyroid hormone on bone: relation to bone remodeling and turnover, calcium homeostasis, and metabolic bone disease, Part I/II/III, Metabolism 25, 809, 1976

Pauwels, F., Bedeutung und kausale Erklärung der Spongiosaarchitektur in neuer Auffassung, Ärztl. Wschr. 3, 379, 1948

Pauwels, F., Über die Verteilung der Spongiosadichte im coxalen Femurende und ihre Bedeutung für die Lehre vom funktionellen Bau des Knochens, Vortrag 52, Vers. Anat. Ges., Münster 1954

Pauwels, F., Über die Verteilung der Spongiosadichte im coxalen Femurende und ihre Bedeutung für die Lehre vom funktionellen Bau des Knochens, Morph. Jb. 95, 35, 1955

Pauwels, F., Gesammelte Abhandlungen zur funktionellen Anatomie, Springer Verlag, Berlin-Heidelberg-New York 1965

Petersen, H., Die Organe des Skelettsystems, in: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. II/3, 521, v. Möllendorf, Springer 1930

Piez, K. A., Soluble collagen and the components resulting from its denaturation, in: Treatise on collagen (ed. by G. N. Ramachandran) vol. 1, p. 207, London and New York, Academic Press 1967

Pommer, G., Über die lakunäre Resorption in erkrankten Knochen, S.-B. Akad. Wiss. (Wien) math.-nat. Kl. 83, 17, 1881

Porter, K. R., Repair processes in connective tissues. Connective tissues, 2nd Conf. (ed. by Ch. Ragan) p. 126, New York: Josiah Macy Found, 1952

Pritchard, J. J., The osteoblast, in: The Biochemistry and Physiology of bone, hrsg. von G. H. Bourne, p. 179, New York, Academic Press 1956

Randall, J. T., Nature and structure of collagen, Butterworths Scientific Publications, London 1953

Reifenstein, E. C., Rational for use of anabolic steroids in controlling adverse effects of corticoid hormones upon protein and osseus tissues, Sth. med. J. (Bgham, Ala) 49, 933, 1956

Rich, A., Crick, F. H., The molecular structure of collagen, J. Mol. Biol. 3, 483, 1961

Robertson, D. M., Smith, W. J., Compressive strength of mandibular bone as a function of microstructure and strain rate, J. of Biomech. 11, 455, 1978

Robinson, R. A., Electron microradiography on bone, Tr. Conf. Metab. Interrelat., 3rd Conf., 271, 1951

Robinson, R. A., Chemical analysis and electron microscopy of bone, in: Bone as a tissue (ed. by K. Rodahl) p. 186, New York-Toronto-London, McGraw-Hill Book Co. 1960

Robinson, R. A., Watson, M. L., Collagen crystal relationship in bone as seen in the electronmicroscope, Anat. Rec. 114, 383, 1952

Rollet, A., Von den Bindesubstanzen, in: Handbuch der Lehre von den Geweben, hrsg. von Stricker, Leipzig 1871

Rouget, C., Note sur les corpuscules des os sur le développement des os secondaires, J. Physiol. 1, 764, 1858

Rouiller, C., Huber, L., Kellenberger, E., Rutishauser, E., La structure lamellaire de l'ostéone, Acta anat. (Basel) 14, 9, 1952

Rouiller, C., Collagen fibers of connective tissue, in: The Biochemistry and Physiology of Bone, hrsg. von G. H. Bourne, p. 107, New York, Academic Press 1956

Roux, W., Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, Beitrag zur Morphologie der funktionellen Anpassung, Bd. 1, Leipzig 1895

Roux, W., Anpassung, Histomechanik, Histochemie, Virchows Arch. Path. Anat. 209, 168, 1912

Ruth, E. B., Bone studies I, Fibrillar structure of adult human bone, Amer. J. Anat. 80, 35, 1947

Rutishauser, E., Huber, L., Kellenberger, E., Majno, G., Rouiller, C., Étude de la structure del'os au microscope electronique, Arch. sci (Genève) 3, 175, 1950

Schaffer, J., Lehrbuch der Histologie und Histogenese, J. Springer Verlag, Leipzig 1933

Schmidt, W. J., Polarisationsoptische Analyse tierischer Zellen und Gewebe, Naturwissenschaften 7, 196, 1957

Schubert, M., Intercellular macromolecules containing polysaccharides, in: Connective Tissue: Intercellular macromolecules (Proc. Symp. 1962), Biophys. J. 4 (Suppl.), 119, 1964

Schubert, M., Hamerman, D., A primer on connective tissue biochemistry, Lea and Febiger, Philadelphia 1968

Seipel, C., Über den strukturellen Bau des Unterkiefers beim Menschen, Inaug. Diss. med., Bonn 1934

Seipel, C., Trajectories of the jaws, Acta odont. Scand. 8, 81, 1948

Sheldon, H., Robinson, R. A., Electron microscope studies of crystal collagen relationship in bone, J. biophys. biochem. Cytol. 3, 1011, 1957

Smith, W. J., Molecular pattern in native collagen, Nature 219, 157, 1968

Spranger, J. W., Langer, L. D., Wiedemann, H.-R., Bone Dysplasis: An Atlas of Constitutional Disorders of Skeletal Development, Fischer, Stuttgart 1974

Sukharev, G. T., The macro- and microstructure of the jaw, Stomatologiia (Moskva) 53, 18, 1974

Toldt, C., Über einige Struktur- und Formverhältnisse des menschlichen Unterkiefers, Korresp. bl. Dt. anthrop. Ges. 35, 94, 1904

Tomes, J., Morgan, de, C. Observations on the structure and development of bone, Phil. Trans. B. 143, 109, 1853

Tonna, E. A., Osteoclasts and the aging skeleton. A Cytological, cytochemical and autoradiographic study, Anat. Rec. 137, 251, 1960

Triepel, H., Die Anordnung der Knochenfibrillen in transformierter Knochenspongiosa, Anat. Hefte 33, 47, 1907

Triepel, H., Die Architektur der Knochenspongiosa in neuer Auffassung, Ztsch. Konstit. Lehre Berlin 8, 269, 1922

Vincent, J., Recherches sur la constitution du tissu osseux compact, Arch. Biol. (Liège) 65, 531, 1954

Virchow, R., Knochen- und Knorpelkörperchen, Würzb. Verh. 1, 193, 1850

Virchow, R., Über die Bildung und Umbildung von Knochengewebe im menschlichen Körper, Berl. Klin. Wschr. 12, 1, 1875

Vitalli, P. H., Osteocytic activity in metabolic disease, Excerpta Med. Intern. Congr. Series 120, 103, 1966

Voss, H., Die in Bezug auf den Gefäßgehalt "kritische" Dicke des Knochengewebes, Anat. Anz. 101, 106, 1954

Walkhoff, O., Der menschliche Unterkiefer im Lichte der Entwicklungsmechanik, Dtsch. Mschr. Zahnhk. 18, 529, 1900

Walkhoff, O., Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt, H. 9, Selenkas Menschenaffen, Wiesbaden 1902

Ward, F. D., Outlines of Human Osteology, Renshaw, London 1838

Wassermann, F., Fibrillogenesis in the regenerating rat tendon with special reference to growth and composition of the collagenous fibril, Amer. J. Anat. 94, 399, 1954

Wassermann, F., The intercellular components of connective tissue: Origin, structure and interrelationship of fibers and ground substance, Ergebn. Anat. Entwickl. Gesch. 35, 240, 1956

Weidenreich, F., Das Knochengewebe, in: Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen, Bd. II/2, J. Springer Verlag 1930

Weigele, B., Ein Versuch am Bau des Unterkiefers..., Korresp. bl. Zahnhk. 47, 3, 1921

Weigert, M., Anregung der Knochenbildung durch elektrischen Strom, Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1973

Winkler, R., Über den funktionellen Bau des Unterkiefers, Z. Stomat. 19, 403, 1921

Winkler, R., Der funktionelle Bau des menschlichen Kieferapparates, Dtsch. Zahnheilk. 55, 84, 1922

Wollf, J., Das Gesetz der Transformation der Knochen, Gr. Folio XIII, Berlin 1892

Wyckhoff, R. W., The fine structure of connective tissue, in: Connective Tissues Trans. 3rd Conf., p. 38, New York, Josiah Macy Jr. Foundation 1952

Yamamoto, K., Zur polarisationsoptischen Untersuchung der Knochenlamellensysteme des Menschen I, Mitteilung, Arch. histol. jap. 32, 115, 1970

Yasuda, I., On the piezoelectric activity of bone, J. Jap. Orthop. Soc. 28, 267, 1954

Zeiger, K., Das Problem der funktionellen Struktur des Knochens, Natur u. Museum 63, 77, 1933

Zichner, L., Calcitonin-Wirkung auf die Osteocyten der heranwachsenden Ratte, Klin. Med. J. 22, 160, 1970

Ziegler, R., Pfeiffer, E. F., Physiologie und Pathophysiologie des Thyreocalcitonin, 14. Symp. d. dtsch. Ges. Endokrinologie, Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1968

Herrn Prof. Dr. Dr. Dieter Schlegel danke ich für die freundliche Überlassung des Themas sowie die Hilfe bei der Durchsicht meiner Arbeit. Mein besonderer Dank gilt Herrn Dr. Peter Stroinigg für die großzügige Unterstützung bei der Anfertigung vorliegender Arbeit.

Lebenslauf

Am 2. April 1955 wurde ich als erster Sohn des Sparkasseninspektors Franz Holmer und seiner Ehefrau Rita, geborene Knott, in Plattling geboren. Der Wohnort meiner Eltern war ebenfalls Plattling. Von 1961 bis 1965 besuchte ich die Volksschule für Knaben in meinem Heimatort. Danach trat ich in das Anton-Bruckner-Gymnasium zu Straubing über, wo ich im Juli 1975 das Abitur ablegte. Zum Wintersemester 1975/76 begann ich an der Ludwig-Maximilians-Universität in München mit dem Studium der Zahnmedizin. Im Frühjahr 1977 legte ich erfolgreich die naturwissenschaftliche Vorprüfung ab, ein Jahr später die zahnärztliche Vorprüfung. Während meines anschließenden klinischen Studiums konnte ich vorliegende Arbeit anfertigen. Im Wintersemester 1980/81 beendete ich mein Zahnmedizinstudium mit dem Staatsexamen.